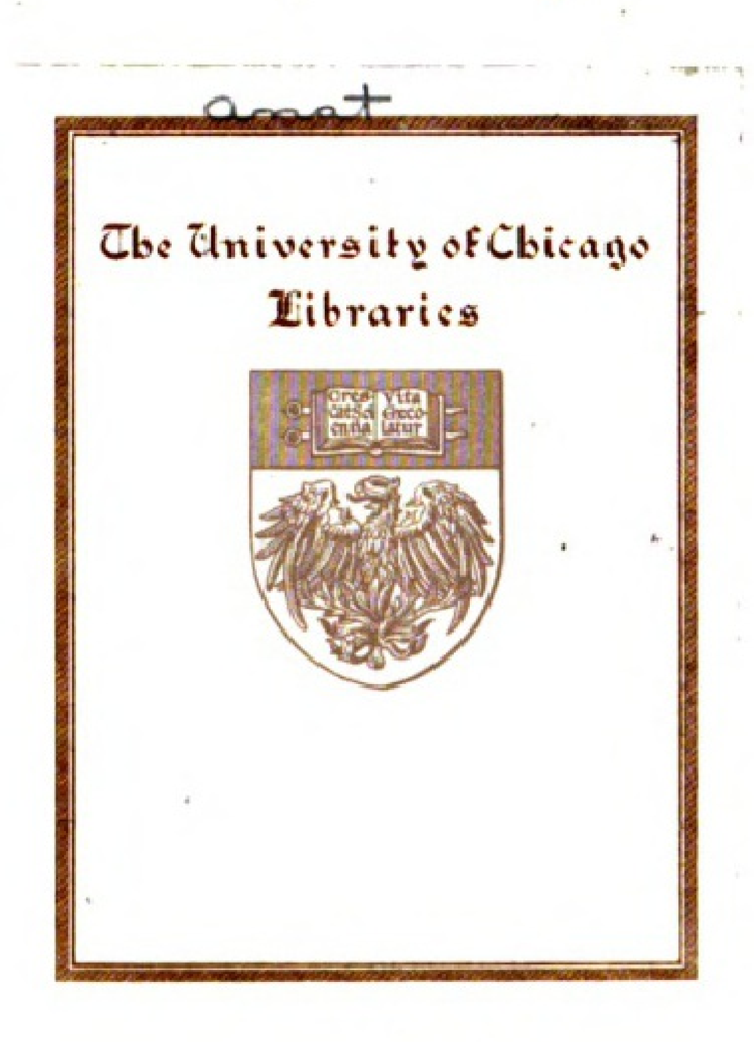

The University of Chicago
Libraries


Crescat scientia
Vita excolatur



anat.




The University of Chicago
Libraries
Crescat scientia
Vita excolatur



ARCHIV

FÜR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL u. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, REICHERT u. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE,

PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DR. EMIL DU BOIS-REYMOND,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT BERLIN.

JAHRGANG 1884.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1884.

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE

UND

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG DES

ARCHIVES FÜR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE,

ZUGLEICH FORTSETZUNG DER

ZEITSCHRIFT FÜR ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. CHR. AEBY IN BERN, PROF. AL. ECKER IN FREIBURG, PROF. JOS. GERLACH IN ERLANGEN, PROF. W. HENKE IN TÜBINGEN, PROF. V. HENSEN IN KIEL, PROF. C. KUPFFER IN MÜNCHEN, PROF. C. LANGER IN WIEN, PROF. NATH. LIEBERKÜHN IN MARBURG, PROF. FR. MERKEL IN KÖNIGSBERG, PROF. HERM. VON MEYER IN ZÜRICH, PROF. G. RETZIUS IN STOCKHOLM, PROF. NICOLAS RÜDINGER IN MÜNCHEN, PROF. G. SCHWALBE IN STRASSBURG, PROF. HERM. WELCKER IN HALLE

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE.

PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

JAHRGANG 1884.

MIT 19 TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1884.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

Inhalt.

Seite

C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Fortsetzung. (Hierzu Taf. I u. II.) . . . 1

H. Strahl, Ueber Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. (Hierzu Taf. III u. IV.) . . . 41

Ferdinand Graf Spee, Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. (Hierzu Taf. V.) . . . 89

Richard Zander, Die frühesten Stadien der Nagelentwickelung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. (Hierzu Taf. VI.) . . . 103

A. D. Ónodi, Ueber das Verhältniss der cerebrospinalen Faserbündel zum sympathischen Grenzstrange. (Hierzu Taf. VII u. VIII.) . . . 145

R. Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. (Hierzu Taf. IX—XI.) . . . 170

Julius Blaue, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius. (Hierzu Taf. XII—XIV.) . . . 231

F. Bramann, Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum und dem Gubernaculum Hunteri des Menschen. (Hierzu Taf. XV.) . . . 310

J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. (Hierzu Taf. XVI—XVIII.) . . . 341

N. Lieberkühn, Ueber die Chorda bei Säugethieren. Fortsetzung. (Hierzu Taf. XIX.) 435

Sigm. Freud, Eine neue Methode zum Studium des Faserverlaufs im Centralnervensystem . . . 453

J. Kollmann, Ein Nachwort . . . 461

Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs.

Von

C. Kupffer.

(Fortsetzung.)[1]

(Hierzu Taf. I u. II.)

In zwei früheren Aufsätzen unter obigem Titel habe ich meine Ansichten über einen Einstülpungs- respective Einsenkungsvorgang am Blastoderm der Eier von Reptilien und Vögeln auseinandergesetzt, den ich als Gastrulabildung bezeichnete.

Bevor ich nunmehr daran gehe, die entsprechenden Erscheinungen am Blastoderm der Teleostei darzulegen, will ich die Ergebnisse, zu denen ich früher gelangte, in Kürze zusammenfassen und einige Punkte hervorheben, die mir theils zur Klärung bestehender Differenzen der Beobachtung und Deutung von Wichtigkeit zu sein scheinen, theils auch die Vergleichung der ersten Vorgänge am Blastoderm der Knochenfische mit denen bei den Sauropsiden zu erleichtern versprechen.

Jener Einstülpungsvorgang vollzieht sich bei den Reptilien in der Nähe der hinteren Grenze des Embryonalschildes, also entfernt vom freien Blastodermrande, fast in der Mitte des Blastoderms, da der Schild im Verhältniss zum gesammten Blastoderm nur eine geringe Ausdehnung hat. Die Deutung dieses Vorganges als Gastrulabildung stützte sich zunächst auf die Verhältnisse eben der Reptilien. Es ergab sich, dass die Einstülpungsöffnung in ihrer Lagebeziehung zum Embryo sich genau so verhielt, wie

[1] Den ersten und zweiten Aufsatz s. *dies Archiv*. 1882. S. 1 u. 346.



der Gastrulamund bei den Ascidien, bei Amphioxus, beim Stör, bei Elasmobranchiern und Amphibien, d. h. es liegt nach der Bildung der Medullarfurche diese Oeffnung am hintern Ende des Bodens der Furche und stellt die Communication zwischen Medullarfurche und Urdarm her. Es bildet sich im Anschluss an diese Oeffnung der Canalis neurentericus, der die Verbindung von Nervenrohr und Darmrohr vermittelt. Caudalwärts vom Prostoma findet sich allgemein so auch bei den Reptilien eine offene Medullarfurche nicht mehr und, sofern das Rückenmark sich weiter entwickelt, bildet es sich in anderer Weise, nämlich als ein massiver Zellenstrang, der successive hohl wird.

Dieses Verhältniss, dass Nervenrohr und Darmrohr zeitweilig communicirende Röhren darstellen, ist allein aus der Gastrulabildung und der constanten Lagebeziehung des Gastrulamundes (Prostoma) zur Medullarfurche zu erklären. Wer also die Bildung eines Canalis neurentericus aus einer, wenn auch noch so beschränkten Einstülpung des Blastoderms anerkennt, der giebt implicite zu, dass dieser Vorgang der Gastrulabildung genetisch homolog ist, sofern überhaupt der vergleichenden Methode ein Werth zur Erklärung der Erscheinung beigemessen wird. Der Einstülpungsvorgang bietet ferner die Uebereinstimmung mit der Gastrulation bei den genannten niederen Vertebraten, als von der Umgebung der Oeffnung aus die Bildung des Mesoderms beginnt und das eingestülpte Blastoderm an der Bildung des Darmes theilnimmt. Bei Schlangen und Lacerta viridis entsteht daraus der Canalis neurentericus, die Cloake, die Allantois und ein Theil des Hinterdarmes.

Es liegt auf der Hand, dass der Process der Gastrulation bei den Reptilien, selbst im Vergleich mit den Batrachiern, geschweige denn mit Amphioxus, den Dimensionen und der Bedeutung nach, zurücktritt. Mit der Zunahme des Nahrungsdotters, der innerhalb des umschliessenden Blastoderms das Material zu steter Zellenbildung liefert, wird die Einstülpung von Zellen des Blastoderms entbehrlich und dieser Vorgang erfährt eine Rückbildung. Ein solches Zurücktreten der Invagination bei Zunahme des Dotters gewahrt man auch innerhalb der Classe der Amphibien. Das Ei der lebendig gebärenden Salamandriden ist reicher an Dotter als das der Batrachier, nach erfolgter Bildung des Blastoderms ist die Masse der im innern enthaltenen Dotterzellen bei ersteren viel beträchtlicher, als bei letzteren und die Gastrulation erfolgt bei Salamandra viel später als bei den Batrachiern und in weit geringerem Umfange. Es wird nur die Bildung des canalis neurentericus dadurch bewirkt, der Urdarm wird ausschliesslich von Dotterzellen begränzt.

So ist auch bei den Reptilien der Antheil des eingestülpten Blastoderms an der Bildung des Darmrohrs nur beschränkt und betrifft allein den

hinteren Abschnitt des Darmes. Die ontogenetische Bedeutung des Processes liegt mehr nach einer anderen Seite, nach der Seite der Bildung des Mesoderms, doch geht auch dieses nicht ausschliesslich aus dem eingestülpten Blastoderm hervor, sondern Zellen, die in der Rindenschicht des Dotters (Parablast) entstanden sind, liefern gleichfalls Elemente zum Mesoderm, wobei, meinen bisherigen Erfahrungen nach, diese aus zwei Quellen stammenden Zellen sich derart mengen, dass es nicht möglich ist, dieselben weiterhin gesondert zu verfolgen. Nur das eine lässt sich sagen, dass die Elemente des Blutes und das Endothel der Gefässe der Area vasculosa ausschliesslich parablastischen Ursprunges sind. Anders liegen die Verhältnisse beim Darm, hier findet eine solche Mengung wohl nicht statt, man kann vielmehr, wenigstens mit Wahrscheinlichkeit, angeben, wie weit das Darmepithel vom eingestülpten Blastoderm, wie weit von Zellen gebildet wird, die der Parablast liefert. Bei den Reptilien entsteht jedenfalls das Epithel des Vorderdarmes, der offenen Darmrinne und des Dottersackes aus paraplastischen Elementen, Hinterdarm, Allantois, Cloake und Canalis neurentericus aus dem eingestülptem Blastoderm.

Ich bin ganz damit einverstanden, wenn im Allgemeinen an dem meroblastischen Eie das eingestülpte Blastoderm, die in besonderer Weise Zellen bildende Rindenschicht des Dotters (Parablast) und der passive, nicht organisirte Nahrungsdotter zusammen als Entoblast bezeichnet werden und somit dem ausschliesslich durch Invagination entstandenen Entoblast etwa der Gastrula des Amphioxus verglichen werden, denn es entsteht in beiden Fällen, aus jenem zusammengesetzten und aus diesem einfachen Entoblast dasselbe, nämlich das Epithel des Darms und das gesammte Mesoderm. Geht man aber specieller in die Vergleichung ein, so wird doch zugegeben werden müssen, dass allein das eingestülpte Blastoderm des meroblastischen Eies dem Entoblast des Amphioxus genetisch homolog ist, der Dotter aber nur in soweit, als derselbe gleich anfangs im Innern des reifen Eies gelegen ist und functionell das eingestülpte Blastoderm ergänzt. Aus diesem Grunde habe ich nicht eine einheitliche Bezeichnung für die doppelte Anlage des späteren Darmepithels beibehalten, sondern habe in einer früheren Publication[1] dieselbe als primäres und secundäres Entoderm unterschieden. Nachträglich[2] brauchte ich für letzteres die Bezeichnung Dotterblatt oder Paraderm, um damit zugleich die Entstehung aus den Parablast auszudrücken und diese Entstehungsweise besonders zu betonen. Denn während das Entoderm sensu strictiori, als eingestülptes Blastoderm, epithelialen Ursprungs ist, entsteht das Paraderm aus vereinzelten eigenartigen Zellen des

[1] *Zoologischer Anzeiger*. 1879. S. 597 u. 612.

[2] *Dies Archiv*. 1882. S. 17.

Parablast, aus denselben Elementen, die das Blut und die ersten Gefässwände entstehen lassen, ist also vielmehr „mesemchymatösen" Ursprungs. Den Zweifeln über diese Ursprungsweise des Paraderms hier zu begegnen, würde mich von der vorliegenden Aufgabe zu weit abführen, ich bemerke nur, dass ich jetzt Schnittserien von Coluber Aesculapii und Lacerta viridis besitze, die in noch entschiedenerer Weise, als meine beiden Abbildungen, Taf. II. Fig 17 und Taf. IV. Fig. 39 d. Arch. 1882, den unmittelbaren Anschluss des Paraderms an parablastische Zellen und allmähliche Uebergänge der letzteren zu geschlossenem Epithel zeigen. So hat diese neue Bezeichnung eine gewisse Berechtigung. Weitere Belege für diese Entstehungsweise des Paraderms wird auch die nachfolgende Untersuchung des Teleostiereies liefern.

Bei den Vögeln ist die Gastrularbildung in noch höherem Grade rudimentär als bei den Reptilien. Der Beginn der Einstülpung erfolgt gleichfalls am hinteren Rande des Schildes und, je nach der Art, in unmittelbarer Nähe des hinteren Randes der Area pellucida oder weiter centralwärts, also ganz nahe dem Randwulste oder in einiger Entfernung von demselben, denn die Ausdehnung des Schildes variirt im Verhältniss zur Ausdehnung der Area pellucida. Unsere bisherigen Kenntnisse gestatten noch nicht, den Umfang der Variation, den dieser Einstülpungsprocess der äusseren Erscheinung nach zeigt, irgend zu überblicken. Beim Huhn sah ich die erste Spur dieses Vorganges als einen queren, dem hinteren Rande der Area pellucida entlang ziehenden Spalt (Sichelrinne, Koller), an dessen Mitte sich ein senkrechter (axialer) Spalt ansetzte, der sich im ferneren Verlauf der Entwickelung in der Axenrichtung ausdehnte und den Anfang der bekannten Primitivrinne darstellt (d. Arch. Taf. VIII. Fig. 7, 8, 9). Hiervon abweichende seltenere Erscheinungsweisen des Prostoma beim Sperlingsei habe ich daselbst in Fig. 2, 3, 6 abgebildet. An dem Ei von Columba livia finde ich ein regelmässig rhombisches Prostoma von den Dimensionen, wie bei den Reptilien; aus dem vorderen Winkel dieses Rhombus entwickelt sich dann die Primitivrinne.

Die Bedeutung dieser Invagination für die Bildung des Darmes ist noch mehr beschränkt, als bei den Reptilien, der Canalis neurentericus bildet sich in unmittelbarerBeziehung zur Allantoistasche, die in die hintere Wand des Canals einmündet (d. Arch. 1882, Taf. IX. Fig. 15). Doch scheint es, dass beim Huhn das eingestülpte Blastoderm an der Bildung dieser Tasche keinen Antheil hat, sondern nur den Canalis neurentericus herstellt, die Tasche und der Hinterdarm aber Bildungen des Paraderms sind.

Die Hauptbedeutung hat die Einsenkung des Blastoderms der Vögel für die Bildung des Mesoderms, das von der Umgebung des Prostoma

respect. von der Primitivrinne ausstrahlt. Diese Ausstrahlung erfolgt seitlich in bilateraler Anordnung und zwar am hinteren Ende in Form der Sichelhörner,[1] dann entlang der Primitivrinne als paarige Mesodermplatten. Nur vom vorderen Ende der Primitivrinne geht es zunächst unpaarig aus. Ebenso verhält es sich bei den Reptilien, das vor dem Prostoma erscheinende Mesoderm ist zuerst eine unpaare Platte, während vom hinteren und seitlichen Umfange des Prostoma, aus einem die Einstülpung umgebenden massiven Knopfe die beiden Sichelhörner paarig ausstrahlen. Das vor der Primitivrinne der Vögel und vor dem Prostoma der Reptilien gelegene Mesoderm wird aber erst durch die Bildung der Chorda in paarige Hälften geschieden. Ich hebe das hier hervor, da L. Gerlach[2] angiebt, dass vor dem Primitivstreifen in der Mittellinie sich kein Mesoderm, sondern der die Anlage der Chorda darstellende Kopffortsatz befindet und das Mesoderm erst gegen diese Anlage der Chorda heranwachse. Ich finde sowohl beim Huhn wie namentlich beim Sperling vor dem Erscheinen des Kopffortsatzes den ich jetzt auch als Chordaanlage erkenne, an Querschnitten, die vor den Primitivstreif fallen, eine lockere, in der Mitte nicht unterbrochene Lage von Zellen zwischen dem Ektoderm und Paraderm, die ja auch Balfour und Deighton[3] deutlich zeichnen und als Mesoblast auffassen. Ich habe mich bereits früher dahin ausgesprochen und betone auf Grund neuerer Erfahrungen es nochmals, dass, wie bei Reptilien, so auch bei Vögeln das Paraderm sich an der Bildung des Mesoderms in ausgiebiger Weise betheiligt. Auch in diesem Punkte finde ich mich in Uebereinstimmung mit Balfour und Deighton.

Unter allen Umständen ist das Mesoderm der Reptilien und Vögel bei seinem ersten Auftreten und bis zur Bildung des Coeloms nicht epithelialer Natur, sondern erscheint seinem histiologischem Charakter nach als ein „Mesenchym" in dem Sinne, wie dieser Begriff von den Brüdern Hertwig in der Coelomtheorie aufgestellt ist, als ein embryonales Bindegewebe im alten Sinne. Dasselbe hat ja bereits Kölliker[4] herorgehoben. Und zwar ist die Herkunft der Mesodermelemente hierbei ganz gleichgültig, die aus dem Epithel der Primitivrinne hervorgehenden, wie die vom Paraderm stammenden Elemente zeigen denselben Charakter und mengen sich durcheinander. Sie erscheinen als theils rundliche, theils spindel- und sternförmige, mit Ausläufern versehene Zellen in aufgelöster Ordnung und

---

[1] O. Hertwig (*Mittleres Keimblatt.* II. Th. S. 94) erklärt die Sichel für unpares Mesoderm.

[2] *Biologisches Centralblatt.* Bd. I. S. 44.

[3] *Quart. Journ. of micr. Sciences.* 1882. Pl. XIII. Fig. Ser. E. 2 und Pl. XIV, Fig. Ser. J. 1. 2.

[4] *Die Entwickelung der Keimblätter der Kaninchen.* Leipzig 1882.

von Serum umspült, also durchaus als Mesenchym. Die Art des Hervorgehens dieser Mesenchymzellen aus dem Cylinderepithel der Primitivrinne zeigt eine Abbildung, die ich früher gebracht habe (d. Arch. 1882, Taf. IX. Fig. 16) in klarer Weise. Der Schnitt ist einer Serie entnommen, die aus einem normal gebildeten Blastoderm angefertigt war, sämmtliche Schnitte derselben sind sehr dünn, nur eine Zellenschicht in der Dicke enthaltend; in der Abbildung ist jede Zelle mit der grössten Genauigkeit nach Form und Lagerung von mir gezeichnet worden; man sieht auch hier eine paarige Anordnung des Mesoderms, denn die Zellen desselben strahlen sogleich unterhalb des Epithels nach beiden Seiten auseinander. Es ging deutlich aus den Praeparaten hervor, dass die Cylinderepithelzellen sich verlängern, endwärts sich in Fäden ausziehen und so der Körper derselben sich aus dem Verbande des Epithels ausschaltet, worauf der noch im Epithel steckende Faden nachgezogen und zum Theil wohl eingezogen wird. Aus diesem Mesenchym entstehen dann die epithelialen Mesodermplatten, das einen epithelialen Bau zeigende Parietalblatt und das ebenso sich verhaltende Visceralblatt. Es geht also aus dem Epithel der Primitivrinne Mesenchym hervor, erhält eine Beimengung von Elementen, die nicht epithelialen sondern parablastischen Ursprunges sind und dieses Mesenchym doppelter Herkunft bildet das Coelomepithel.

Ich gehe in Berücksichtigung dieser Verhältnisse nicht soweit wie Kölliker, der es geradezu ausspricht, dass nach den Thatsachen von einer Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere keine Rede sein könne.[1]

Ich meine, hat dieselbe für die Amphibien Geltung, so gilt sie auch für die Amnioten und was die Amphibien anbelangt, so haben die auf der Coelomtheorie basirenden Arbeiten O. Hertwig's über die Entwickelung des mittleren Keimblattes sehr wichtige Thatsachen aufgedeckt, die hinsichtlich der Bildung der Chorda und des Mesoderms eine Anknüpfung an die entsprechenden Vorgänge bei Amphioxus gestatten. Ich kann hinzufügen, dass es sich bei Salamandra atra ähnlich verhält, wie bei Triton, bin auch mit der Deutung einverstanden, die O. Hertwig[2] den Beobachtungen Strahl's über die Bildung der Chorda bei Lacerta agilis giebt. Die Vertebraten erscheinen nach ihrer Herkunft als Enterocoelier. Allein, wenn in einem Thierkreise, wie der der Chordaten, phylogenetisch aus einem epithelialen Urdarmdivertikel allmählich Mesenchym wird, an dem nicht die entfernteste Spur eines Spaltes vorhanden ist, der an den ursprünglichen Divertikel erinnerte und wenn dann nachträglich aus diesem

---

[1] Keimblätter des Kaninchens.

[2] O. Hertwig, *Entwickelung des mittleren Keimblattes.* II. Thl. S. 94.

Mesenchym zwei Epithellagen werden, zwischen denen ein Spalt auftritt, so hat die scharfe Scheidung zwischen Epithel und Mesenchym, die die Coelomtheorie postulirt, an Boden verloren. Es scheint darnach möglich, dass aus einem Enterocoelier ein Schizocoelier werden könne. Bei den Teleosteern zeigen sich Complicationen bei der Bildung der Leibeshöhle, die weder ganz dem einen noch dem anderen Typus entsprechen.

Durch Vergleichung der ersten Entwickelungsvorgänge an dem Blastoderm der Reptilien und Vögel kam ich zu der Anschauung, dass die Primitivrinne der Vögel, die der Entwickelung des Mesoderms dient, zum Urmunde gehört, eine flache mediane Fortsetzung der Gastrulaeinstülpung darstellend. Die dorsale Mündung des Canalis neurentericus findet sich am hinteren Ende der Primitivrinne, indessen geht eine Rinnenbildung auch caudalwärts eine kurze Strecke weit über diesen Punkt hinaus. Die die Bildung des Canalis neurentericus bedingende Stelle der gesammten Einstülpung am Blastoderm des Huhnes versetzte ich in den Kreuzungspunkt des queren und verticalen Schenkels der rinnenförmigen Einstülpung, in den Punkt, wo die Sichelrinne und die speciell sogenannte Primitivrinne sich kreuzen. Bei den Reptilien habe ich eine vor dem Prostoma gelegene Primitivrinne nicht gesehen, wohl aber eine kurze an das Prostoma sich caudalwärts anschliessende Rinne. Der Primitivstreif, d. h. die compactere Zellenmasse, die die Primitivrinne trägt, würde in ganzer Ausdehnung der gleichfalls compacten Zellenmasse zu vergleichen sein, die bei den Reptilien die Einstülpung umgiebt. Der gesammte die Primitivrinne säumende Rand ist demnach Peristom und das Epithel der Rinne ist als Entoderm anzusehen. Rauber[1] beschwert sich darüber, dass neuerdings über die Primitivrinne gehandelt werde, als sei dieselbe vorher niemals mit dem Gastrulamunde in Beziehung gesetzt worden. Diese Beziehung ist allerdings gesucht worden und die Priorität der Idee gebührt Rauber; allein seine Begründung dieser Idee war, meiner Ansicht nach, keine glückliche und entbehrte der empirischen Stütze. Es kommt eben darauf an, was denn bei den meroblastischen Eiern als Gastrulamund anzusehen sei, ob der von dem freien Rande des vorwachsenden Blastoderms umschlossene Kreis, aus welchem der noch unbedeckte Dotter hervorsieht, also das Dotterloch, oder aber eine andere Oeffnung. Es ist etwas Anderes, ob man die Primitivrinne der Vögel genetisch herleitet von der fast in der Mitte des Blastoderms erscheinenden Einstülpungsöffnung der Reptilien, oder, ob man die Reptilien, bei denen phylogenetisch der nächste Anschluss zu suchen wäre, überspringt und diese Rinne mit dem Dotterloch bei Knochenfischen und Haien in Verbindung bringt, derart, dass man den gesammten Blastodermrand (Keim-

[1] *Zoologischer Anzeiger*. 1883. S. 147.

ring Rauber) als hinteren Schlussbogen des Primitivstreifs betrachtet,[1] wie Rauber es thut.

Die Discussion über Herkunft und Bedeutung des Primitivstreifs und der Primitivrinne hat erst durch die Entdeckung des Prostoma bei den Reptilien sicheren Boden gewonnen. Rauber trennt nicht einmal scharf die Primitivrinne von der Medullarfurche, denn er sagt in derjenigen Schrift, in der er seine Ansichten am vollständigsten zusammenfasst:[2] „Die Primitivrinne, wo sie nicht von Anfang an als Rückenfurche oder Medullarfurche auftritt, bestimmt aber auch die Bildung der Medullarfurche" etc. Diese Aufstellung verstehe ich nicht. Wenn die Primitivrinne in einem Falle als Medullarfurche aufträte, so wären also die Ränder der Primitivrinne (Primitivwülste, Kölliker) zugleich Rückenwülste. Aber von den Rändern der Primitivrinne geht die Mesodermbildung aus, soll das etwa auch von den Rückenwülsten gelten? Ich glaube diese Consequenz wird Rauber selbst nicht ziehen. Die Rückenwülste haben absolut nichts mit der Mesodermbildung zu thun und in keinem Falle sind Primitivrinne und Medullarfurche zu identificiren. Eine Primitivrinne als vordere flache Verlängerung des eigentlichen Urmundes, der direct in den Canalis neurentericus führt, findet sich, meiner Erfahrung nach bei Cyclostomen, Knochenfischen, Tritonen, Vögeln und Säugethieren, nicht bei Haien, den lebendig gebärenden Salamandrinen, Batrachiern und Reptilien. In allen Fällen wo die Primitivrinne vorkommt, dient sie in Ergänzung des Urmundrandes der Entwickelung des Mesoderms.

Den Process der Umwachsung des Dotters durch den Keim bei den meroblastischen Eiern fasse ich überhaupt nicht als eine Gastrulabildung auf, ich finde gar keinen Anhaltspunkt für diese Parallele. Der Vorgang liefert das Blastoderm, jene Zellenlage, die als erste epitheliale Bildung die äussere Begrenzung des Eies abgiebt und das primäre Substrat darstellt, an dem die Scheidung der Keimblätter sich vollzieht. Der Process der Umwachsung hat die Bedeutung die Blastosphäre herzustellen, ist also mit der Phase der Blastulabildung des als Schema dienenden Eies von Amphioxus zu vergleichen. Die Differenzen in dem Vorgange der Bildung dieser Blastula sind durch die ursprünglichen Differenzen des reifen Eies bedingt d. h. durch die Menge und Lagerung des passiven unorganisirten Nahrungsdotters und dasselbe Moment bedingt auch in weiterer Folge die Differenzen, die bei der Bildung der Gastrula obwalten. Je mehr Nahrungsdotter vorhanden ist, desto beschränkter ist die Einstülpung, je grösser der Nahrungsdotter im Verhältniss zum Keime ist, desto mehr verzögert sich

[1] Rauber, *Primitivstreifen und Neurula.* Leipzig 1877. S. 52.

[2] *Ebenda.* S. 52.

der Abschluss der Blastulabildung und desto früher vor Vollendung der Umwachsung erfolgt die Einstülpung. Aber eine Einstülpung des Blastoderms findet effectiv an den Eiern sämmtlicher Wirbelthiere statt und die Einstülpungshöhle, ob tiefer oder flacher, ob ausgedehnter oder beschränkter, ist dem Urdarm von Amphioxus genetisch homolog zu achten

Der gefurchte Keim der meroblastischen Eier stellt die Morula dar, aber aus derselben entsteht nicht eine Blastula in situ, etwa in dem Sinne wie Lereboullet[1] es ursprünglich beim Hechtei annahm, wonach der Keim sich zu einer Blase gestalten sollte. Eine solche Furchungshöhle ist weder am Fischei noch an dem der Reptilien und Vögel vorhanden und selbst, wenn bei einem Furchungsmodus, wobei die ersten Furchen den Keim nicht gleich total durchsetzen, sondern die Furchung schichtweise sich vollzieht, zwischen oberflächlichen und tieferen Furchungselementen sich am erhärteten Keime zeitweise Spalten beim Durchschnitte zeigen, so fehlt jedenfalls am Ende der Furchung eine Furchungshöhle durchaus.

Und ebenso wenig findet die Bildung einer Discogastrula in dem Sinne statt, wie Häckel[2] es, gestützt auf die Arbeiten von Götte und Rauber, annahm, denn es erfolgt an dem Keimringe, dem Rande des sich ausdehnenden Blastoderms kein Umschlag eines äusseren epithelialen Blattes in ein inneres epitheliales Blatt, das als Entoderm aufzufassen wäre, es geht sogar eine im Parablast entstehende Zellenlage diesem Rande merklich voraus. Der Rand als solcher ist nicht Ausgangspunkt der Bildung des Mesoderms, das von dem Rande umfassende Dotterloch hat nichts zu thun mit der Herstellung der Communication zwischen Nervenrohr und Darmrohr. Die einzige Stütze für die Auffassung, die dem Dotterloch der meroblastischen Eier die Bedeutung eines Urmundes oder Blastoporus zuschreibt, läge darin, dass bei denjenigen Elasmobranchiern, deren Entwickelung bisher bekannt wurde, der Urmund beim ersten Auftreten in den Rand des Blastoderms fällt, aber daraus folgt noch nicht, dass der gesammte Rand Urmundrand ist, denn der Urmund ist auch hier eine ganz beschränkte Oeffnung. Ich werde daher im Folgenden das Dotterloch der meroblastischen Eier nicht als Blastoporus oder Urmund oder in gleichwerthiger Weise bezeichnen, denn diese Bezeichnungen sind für die Invaginationsöffnung vergeben, sondern es Blastotrema nennen.

Der Urmund derjenigen holoblastischen Eier mit inäqualer Furchung, bei denen ein Dotterpfropf aus der Invaginationsöffnung hervorsieht, ist

---

[1] Récherches d'embryol. comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. *Mémoires de l'Academie des Sciences.* 1853. Pme. XVII. p. 488.

[2] *Biologische Studien.* Jena 1877. Hft. II. S. 137. Taf. IV, Figg. 64, 66. Taf. V, Figg. 74, 75.

nicht mit dem Dotterloch oder Blastotrema der meroblastischen Eier zu vergleichen, denn bei jenem handelt es sich thatsächlich um eine Einstülpung, die zur Bildung des Urdarmes und in weiterer Consequenz des Canalis neurentericus führt. Mit Unrecht sind übrigens die Neunaugen in dieser Hinsicht mit den Batrachiern verglichen worden. Max Schulze ist durch die Aehnlichkeit der Furchung in beiden Fällen irre geführt worden, wie denn auch der Farbenunterschied zwischen der animalen und vegetativen Seite des Eies, den Max Schulze bei auffallendem Lichte sehr scharf zeichnet, in Wirklichkeit nur am Beginn der Furchung schwach ausgeprägt ist, später aber verschwindet. Ein Hinüberwachsen der Zellen einer Eihälfte über die andere findet gar nicht statt, es giebt da keine Bildung, die dem Blastotrema der meroblastischen Eier entspräche.

An der Morula des Neunaugeneies bildet sich das Blastoderm dadurch, dass sich die Zellen der oberflächlichsten Schicht an der Peripherie des Eies fester unter einander verbinden, indem sie sich an den Berührungsflächen, so wie aussen und innen abflachen, es entsteht dadurch das einzeilige epitheliale Blastoderm, d. h. eine Blastula, die die Furchungshöhle und die Dotterzellen als Inhalt umschliesst, man kann sie eine Epiblastula nennen. Eine Grössendifferenz der Zellen am Keimpol und Gegenpol bleibt bestehen, wie ja auch bei der Blastula des Amphioxus. An dieser Blastula bildet sich nun die Einstülpung in beschränktem Maasse, der Urmund erlangt eine Ausdehnung von 0·2 mm. Von dem Urmunde aus entwickelt sich dann eine Primitivrinne an der dorsalen Seite des Eies, proximalwärts sich verlängernd. Dieselbe schliesst sich völlig, wie bei den Knochenfischen, es bildet sich ein Kiel, der als solcher nicht Anlage des Centralnervensystems ist, sondern der Entwickelung des Mesoderms und, wie ich glaube, auch der Chorda dient. Am vorderen Ende dieses Kieles entsteht dann, gleichfalls wie bei den Knochenfischen, auf die ich verweise, ein massiver Hirnstrang, der sich allmählich nach hinten weiter bildet.

Bei den viviparen Salamandrinen geht die Bildung des Blastoderms ebenso vor sich, wie bei den Neunaugen, ein Dotterloch existirt nicht, der Urmund ist bei Salamandra atra eine etwas weitere dreieckige, bei S. maculosa eine ganz unbedeutende Oeffnung, die spät am hinteren Ende der Medullarfurche sich zeigt. Eine Primitivrinne bildet sich bei letzterer Art gar nicht, bei S. atra als eine kurze Verlängerung des vorderen Winkels eines dreieckigen Urmundes.

Andere Verhältnisse zeigen die Störe und Batrachier. Die Bildung der kleinen Zellen (Keimzellen), die das zweizeilige Blastoderm zusammensetzen, schreitet allmählich von der Seite des Keimpoles aus fort. Dabei ist nicht am Ende der Furchung bereits eine bestimmte Menge kleiner Zellen vorgebildet, die allein für sich die Dotterzellen überlagern, sondern

es findet noch weiter die Bildung kleinerer Keimzellen aus Dotterzellen statt, indem am Rande der sich ausbreitenden oberen Keimschicht ein Wulst von Uebergangszellen angetroffen wird, innerhalb welches Wulstes die Bildung der Keimzellen aus den Dotterzellen sich vollzieht. Am deutlichsten zeichnet Salensky[1] diesen Wulst von Uebergangszellen beim Sterlet.

Die Einstülpung beginnt nun zwischen dem Aequator und dem Gegenpol bevor die Bildung einer oberen Keimschicht, oder genauer, die Bildung eines epithelialen Blastoderms an der ganzen Oberfläche des Eies erfolgt wäre. An der Grenze dieses Blastoderms beginnt der Umschlag der zur Bildung des Urdarms führt und da man diese Grenze mit dem Rande des Blastoderms der meroblastischen Eier vergleichen kann, so lässt sich sagen, dass in diesen Fällen Urmundrand und Blastodermrand zeitweilig zusammenfallen. Aber nachdem die Einstülpung oder der Umschlag des Blastoderms sich annähernd in der Richtung eines Paralellkreises des Eies als Ringfalte vervollständigt hat, ist die von der Falte umschlossene Oeffnung, zu der der Dotterpfropf hervorsieht eben Urmund und nicht Blastotrema, denn an dem ganzen Rande findet factisch Invagination statt. Indem sich nun der Urmund wie bei Amphioxus verengt, schiebt sich der Urmundrand über den Dotterpfropf hinweg. Bei Triton taeniatus und Amblystoma verläuft es ähnlich. Bei Batrachiern und Stören ist keine Primitivrinne vorhanden, bei Triton taeniatus findet sich eine solche, die vom Urmunde aus proximalwärts verläuft und sich durch einen Wall scharf von der Medullarfurche absetzt. O. Hertwig[2] bezeichnet sie als Urmundspalte.

Wiederum zu den meroblastischen Eiern mich wendend, möchte ich meine Anschauungen über die ersten Bildungsvorgänge folgendermaassen zusammenfassen: Der Bildungsdotter zeigt am reifen Ei zwei continuirlich zusammenhängende Portionen, den Keim (Archiblast) und die dünne Rindenschicht (Parablast), die vom Keim ausgehend den Nahrungsdotter überzieht. Nach der Befruchtung verhalten sich die beiden Portionen verschieden. Der Keim furcht sich in bekannter Weise unter vorausgehender Theilung der Kerne, im Parablast entstehen Zellen nach anderem Modus, indem sich zuerst freie Kerne in grösserer Zahl zeigen, um welche sich nachträglich das Protoplasma zu Zellen gruppirt. Am deutlichsten sieht man diese Verhältnisse beim Ei der Knochenfische. Die Furchung am Reptilienei ist complicirter und es ist möglich, dass an diesem Objecte der Unterschied zwischen der Zellenbildung im Keim und im Parablast sich weniger deutlich von einander scheidet. Das Morulastadium zeigt also com-

[1] *Entwickelungsgeschichte des Sterlet.* Kasan 1878. Thl. I. Taf. IV, Figg. 32, 33. (Russisch.)

[2] *Entwickelungsgeschichte des mittleren Keimblattes.* S. 12. Taf. I. Fig. 5.

plicirte Verhältnisse, die durch den ursprünglichen complicirten Bau des meroblastischen Eies bedingt sind, und entsprechende Complicationen bietet das Blastulastadium dar. Die Bildung des epithelialen Blastoderms geht einseitig vom Keim aus und es wird der Parablast und der Nahrungsdotter vom Keim gedeckt, allein derart, dass die Bildung der Zellen im Parablast der Ausbreitung des Blastoderms vorausgeht. Doch möchte ich jetzt, abweichend von meinen früheren Ansichten[1] annehmen, dass an der Bildung des Blastoderms auch Zellen theilnehmen die parablastischen Ursprunges sind und dass der Anschluss der letzteren an das Blastoderm am Randwulst erfolge, worauf ja Rauber[2] beim Hühnchen schon hingewiesen hat. Die Abgrenzung von Archiblast und Parablast wäre dadurch eine minder scharfe, als ich früher meinte.

Ich fasse also die Ausbreitung des Blastoderms über den Dotter als Blastulabildung auf. Der Abschluss dieser Bildung erfolgt um so später, je grösser der zu umwachsende Dotter ist und es tritt die Gastrulation vor Vollendung der Blastulabildung ein, d. h. während ein Blastotrema noch vorhanden ist. Bei Knochenfischen, Reptilien und Vögeln findet die Invagination in geringerem oder grösserem Abstande vom Blastodermrande resp. vom Blastotrema statt.

Wenn dagegen eingewandt würde, die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm könne aus dem Grunde nicht mit der Blastulabildung verglichen werden, weil der von dem Nahrungsdotter erfüllte Raum ja zum Dottersack werde und mithin nicht die Blastulahöhle oder Furchungshöhle, sondern die Urdarmhöhle repräsentire, so erwidere ich, dass ich keineswegs den vom Dotter eingenommenen Raum als Homologon der Furchungshöhle etwa der Neunaugen und Batrachien ansehe, vielmehr die Blastulahöhle in dem Spaltraum finde, der am meroblastischen Ei zwischen dem gefurchten Keime und dem Parablast angetroffen wird, also mit der subgerminalen Höhle oder „Keimhöhle“ einiger Autoren vergleiche. Der Nahrungsdotter inclusive des Parablast entspricht den centralen unterhalb der Furchungshöhle gelegenen Dotterzellen der holoblastischen Eier mit inäqualer Furchung.

Bei einer Vergleichung der Amnioten und derjenigen Anamnien, bei denen die Invagination des Blastoderms vor vollendeter Blastulabildung, also bei noch offenem Blastotrema erfolgt, lässt sich nicht verkennen, dass die Invaginationsöffnung allmählich vom Blastotrema weiter abrückt, und es wäre zu ermitteln, ob eine Spur dieses Vorganges vererbt werde und am Blastoderm wahrnehmbar sei. Balfour[3] ist bekanntlich der Ansicht, dass dem so sei und hält den Primitivstreif für ein Rudiment der Raphe, die

[1] *Laichen und Entwickelung des Ostseeherings.* S. 207.

[2] Primitivrinne und Urmund. *Morphologisches Jahrbuch.* Bd. II. S. 567.

[3] *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Bd. II. S. 258. (Deutsch.)

sich bei Haien zwischen dem Blastodermrande und dem Nabelstrang bildet, während sich bei fortschreitendem Wachsthum des Blastoderms der Rand desselben vom Embryo entfernt. Diese Raphe bildet sich nach Balfour's Darstellung bei Elasmobranchiern in der Weise, dass die Stelle des Randes, an welchem die Verbindung des Embryo mit demselben ursprünglich statt hat, beim Wachsthum des Blastoderms erst zurückbleibt; dadurch entsteht ein gegen diesen Punkt einspringender Winkel, dessen Schenkel aber im Fortgange der Vergrösserung des Blastoderms miteinander verwachsen. Entlang dieser Verwachsungslinie zieht der Venenstamm des Dotterkreislaufes zum Embryo.[1]

Da an derselben Stelle, wo früher der Embryo mit dem Rande des Blastoderms verbunden war, der in den Urdarm leitende Urmund sich fand, so liegt bei Elasmobranchiern diese Raphe hinter dem Urmunde. Aus diesem Grunde kann ich Balfour's Ansicht nicht beitreten, dass der Primitivstreif der Sauropsiden ein Rudiment jener Verwachsungslinie am Eie der Elasmobranchier sei. Zunächst spricht dagegen, dass Primitivstreif und Primitivrinne bei Vögeln und Säugethieren weit ausgebildeter sind als bei Reptilien. Von einem langgestreckten Streifen in der Axenrichtung des Embryonalschildes kann überhaupt bei Reptilien gar nicht die Rede sein. Dann liegt der die Primitivrinne tragende Primitivstreif der Vögel und Säugethiere nach meiner Ansicht nicht hinter, sondern vor dem Urmunde, d. h. vor jener Stelle der Invagination, die speciell zur Bildung des Canalis neurentericus führt. Denn der Canalis neurentericus entwickelt sich bei Vögeln am hinteren Ende des Streifs in nächster Beziehung zur Allantois.[2] Mit dieser meiner Auffassung harmonirt es, dass überall dort, wo eine der Primitivrinne zu vergleichende Bildung auftritt, dieselbe sich vor dem Urmunde entwickelt, so bei Petromyzon, bei Teleostiern, bei Triton taeniatus. Es harmonirt damit auch die neueste Beobachtung von Kölliker,[3] dass bei Kaninchenembryonen mit drei bis vier Urwirbeln am hintersten Ende des Primitivstreifs sich die Andeutung eines Canals findet, der alle drei Keimblätter durchbricht, wenn auch Kölliker mit der Deutung dieses Befundes noch zurückhält.

Das Gebilde also, das wir gewöhnt sind beim Ei der Vögel und Säugethiere als Primitivstreifen zu bezeichnen, kann nicht ein Rudiment jenes Streifens sein, der bei Elasmobranchiern hinter dem Urmunde durch Verwachsung des Blastoderms von beiden Seiten her entsteht.

---

[1] *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Bd. II. S. 57. Fig. 30.

[2] *Dies Archiv.* 1882. S. 152. Taf. IX, Figg. 13, 14.

[3] Kölliker, Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda bei Kaninchen. *Sitzungsberichte der Würzburger phys. med. Gesellschaft.* Separatabdruck S. 4.

Aber trotzdem könnte eine Spur der letzterwähnten Bildung am Blastoderm der Amnioten sich vorfinden. Mir liegt ein Object vor, das sich in diesem Sinne deuten lässt.

Die hiesige Embryologische Sammlung besitzt ein von Hrn. A. Böhm vor mehreren Jahren angefertigtes Praeparat einer Keimscheibe des Huhnes, das eine beachtenswerthe Bildung zeigt. Leider ist das Praeparat defect, es stammt von einem 5 bis 6 Tage bebrütetem Eie, das aber in der Entwickelung zurückgeblieben war; denn die Ausdehnung der Keimscheibe beträgt nur etwa 32 ^{mm} im Durchmesser. Die Mitte der Area pellucida mit dem Embryo fehlt vollständig, der periphere Theil des Blastoderms ist nur in einem ca. 1 ^{cm} breiten Streifen erhalten, an dem der Rand intakt ist. Das Object ist mit Carmin gefärbt. Bei der Betrachtung mit unbewaffnetem Auge meint man an diesem Rande eine Kerbe zu sehen, wie die in einer Zeichnung Pander's[1] wiedergegebenen, auf die Rauber[2] aufmerksam gemacht hat, der sie als das „ideale Ende der Primitivrinne" deutete. Pander nimmt im Texte keine Notiz von dieser Erscheinung. An unserem Praeparate ist aber ausser der anscheinenden Kerbe ein dunkel gefärbter Streifen zu sehen, der in radiärer Richtung von der Randkerbe Pander's und Rauber's bis in die Nähe der Area pellucida verfolgt werden kann und dann aufhört, ohne die Grenze zur Area pellucida zu überschreiten (vergl. Fig. 22). Auf die Kerbe kann ich an diesem Praeparate kein Gewicht legen, denn bei der Untersuchung mit der Loupe oder mit stärkerer Vergrösserung zeigt sich, dass die Kerbe gar nicht am Ectoderm, sondern am Dotterwall sich findet, das Ectoderm streicht ohne Einkerbung darüber hinweg. Aber in die Bildung des radiären Streifens scheint das Ectoderm mit einzugehen. Der Streifen zeigt sich bei der Flächenansicht als eine lineäre Verdickung, die wie aus ineinander geschobenen und über einander gelagerten Zellen gebildet ist. Da der Embryo fehlt, lässt sich über die Richtung dieses Streifens zum Embryo nichts ermitteln. Trotzdem die Keimscheibe abnorm ist und gerade das Verhältniss, auf welches es wesentlich ankommt, unaufgeklärt bleiben muss, nämlich, wie sich dieser Streifen der Richtung nach zu den im Centrum der Keimscheibe gelegenen Bildungen verhält, so habe ich doch gemeint darauf hinweisen zu müssen, da, meines Wissens, eine solche Bildung bisher nicht beobachtet ist.

Meine Darlegungen der Gastrulation bei Reptilien und Vögeln haben von Seiten Strahl's und Gasser's manche Ausstellungen erfahren.

Zwischen Strahl und mir bestehen eher Differenzen der Auffassung und Deutung, als der Beobachtung. Strahl ist nicht geneigt, die Vor-

[1] Pander, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Ei.* Taf. I, Fig. 4 c.

[2] Primitivrinne und Urmund. *Morphologische Jahrbücher.* Bd. II. S. 564.

gänge, die zur Bildung des Canalis neurentericus bei der Eidechse führen, als Gastrulation aufzufassen und an den entsprechenden Vorgang bei Anamnien anzuschliessen. Er drückt sich allerdings in dieser Hinsicht reservirt aus:[1]

„Als eine Gastrulation kann man die zum Canalis neurentericus führende Einsenkung kaum bezeichnen."

Folgerichtig müssten dann diese Vorgänge bei den Amnioten als eine neue, unvermittelt auftretende Erscheinung betrachtet werden, wozu ich mich bei den zahlreichen Anknüpfungspunkten, die sich hierbei zwischen Amnioten einerseits und Anamnien und Amphioxus andererseits ergeben, nicht entschliessen kann. Es kommt eben darauf an, welchen Werth man auf die Vergleichung legt und ob man mehr das Trennende oder das Verbindende betonen will. Uebrigens finde ich, das Strahl's sorgfältige Untersuchungen über die Bildung der Chorda bei Eidechsen gerade der Auffassung Vorschub leisten, dass der Canalis neurentericus der Eidechse zum Urdarm gehört.

Der Haupteinwand, den Strahl erhebt, besteht darin, dass bei Eidechsen bereits Mesoderm vorhanden ist, bevor eine Einstülpung sichtbar wird, mithin die Mesodermbildung von der Einstülpung nicht abhängig sein könne,[2] denn Strahl hat bei L. agilis beobachtet, dass bevor eine Einstülpung wahrnehmbar wird, als Erstes die Bildung eines massiven Knopfes zur Beobachtung kommt, an dem Strahl Ektoderm, Mesoderm und Entoderm unterscheidet, ohne indessen die entsprechenden Schichten gegen einander abgrenzen zu können. Desshalb sieht Strahl diesen Knopf als Primitivstreif an,[3] womit ich mich einverstanden erklären kann, wenn man auf einen rundlichen Knopf die Bezeichnung Streif anwenden will. Abgeschwächt wird Strahl's Einwand indessen schon dadurch, dass er selbst eher geneigt ist diesen Primitivstreif als ein indifferentes Material[4] aufzufassen, aus dessen Zellen heraus sich beliebige Theile des späteren Embryonalkörpers entwickeln können, so auch der hintere Theil des Rückenmarks; aber wenn dieser Knopf an der Bildung des Rückenmarks Theil hat, dann wäre die innere Zellenmasse desselben doch wohl nicht Mesoderm.

Auch ich bin der Ansicht und habe dieselbe bereits früher ausgesprochen,[5] dass es mir misslich scheint, die Zellenmasse des Knopfes als Mesoderm zu deuten, namentlich bietet der hinter dem Prostoma gelegene Theil desselben (Sichelknopf, Koller) Schwierigkeiten in dieser Beziehung.

[1] *Dies Archiv.* 1883. S. 10.
[2] *Ebenda.* 1882. S. 263.
[3] *Ebenda.* S. 442.
[4] *Ebenda.* S. 258.
[5] *Ebenda.* S. 12.

Als Mesoderm sehe ich nur an, was von der Umgebung der Einstülpung ausstrahlt und zwar derart, dass die ausstrahlende Schicht scharf vom Ektoderm getrennt ist. Das Auftreten eines massiven Knopfes vor dem Beginn der Einstülpung am Blastoderm der Sauropsiden will ich nicht in Abrede stellen. Dieses Stadium ist auch nach Strahl's Erfahrungen bei L. agilis ein schnell vorübergehendes, da ihm trotz reichen Materials nur wenige solcher Objekte vorgekommen sind und kann von mir übersprungen worden sein. Bei Reptilien habe ich den Knopf ohne Einstülpung noch nicht erblickt, wohl aber ein paar Mal an Enteneiern, wie Koller beim Huhn. Doch kann der erste Beginn einer Einstülpung leicht übersehen werden. An einem Hühnerei von ca. 12 Stunden Brütdauer sah ich, nachdem der ganze Dotter 24 Stunden lang in $^1/_3$ prozentiger Chromsäure gelegen hatte, nach gelungener Ablösung der Dotterhaut im Bereich der Keimscheibe mit der Loupe deutlich den Beginn einer scharf ausgeprägten schmalen Sichelrinne, allein nachdem die mit anhaftendem Dotter abgeschnittene Keimscheibe in successive verstärktem Alcohol bis zur Schnittfähigkeit erhärtet war, war die Rinne verschwunden, so dass sagittale Schnitte sie nicht mehr nachweisen liessen. Eine vorherige Prüfung der Keimscheibe in situ mit der Loupe ist unerlässlich, um den Beginn der Einstülpung nicht zu übersehen.

Gesetzt aber auch, dass jedesmal die Bildung eines massiven Knopfes dem Auftreten der Invagination kurz vorausginge, so würde das an meiner Auffassung nichts ändern. Der unter allen Umständen bei den Sauropsiden beschränkte Invaginationsprocess begänne dann eben mit der Einsenkung einer zusammengedrängten Zellenmasse, den entscheidenden Charakter erhielte dieser Vorgang aber sogleich nachher. — Das homologe Bildungen in dem einen Falle mit massiver, in dem anderen sogleich mit hohler Anlage beginnen, dafür bietet ja die Entwickelungsgeschichte zahlreiche Beispiele. Ich möchte demnach die Zellen des nur kurze Zeit massiven ersten Anfanges eines Knopfes oder Primitivstreifs als invaginirte Blastodermzellen, d. h. als Entodermelemente auffassen, von denen erst später die Bildung des Mesoderms ausgeht.

Einer Angabe von Strahl muss ich direct widersprechen. Er giebt an, dass bei L. agilis die Rückenwülste die obere Oeffnung des Canalis neurentericus hinten nicht umfassen, diese Oeffnung also hier nicht am hinteren Ende der Medullafurche zu liegen käme. Ich finde stets, dass die Rückenwülste sich schliesslich hart hinter der Oeffnung im Bogen verbinden. Dieser Schlussbogen liegt also auf dem Endwulst. — Was die von Strahl betonte massive Anlage der Allantois bei L. agilis und vivipara betrifft, so enthalte ich mich vorläufig eines Urtheils darüber. Ohne der Genauigkeit der Beobachtung Zweifel entgegen setzen zu wollen, möchte

ich es doch für das Wahrscheinlichere halten, dass das Material nicht ganz lückenlos war und das entscheidende erste Stadium übersprungen wurde.

Einige Bemerkungen gestatte ich mir noch Gasser gegenüber. Wir sind nicht einig in Bezug auf die Stelle, wo sich bei Vögeln der Canalis neurentericus bildet. Nach ihm erfolgt diese Bildung am vorderen Theile der Primitivrinne, allerdings erst zu einer Zeit, wenn sich der Primitivstreif verkürzt und in seinem vorderen Theile knopfförmig verdickt hat.[1] Ich fand den Canal dort, wo dickerer und dünnerer Theil des Primitivstreifs zusammentreffen und bezog diese Stelle auf diejenige, wo ursprünglich am Blastoderm des Huhns querer Schenkel der Primitivrinne (Sichelrinne) und verticaler sich kreuzen, verlege also den Durchbruch des Canals an das hintere Ende der Primitivrinne. Um diese Differenz definitiv auszugleichen, liegt noch nicht ausreichendes Beobachtungsmaterial vor. Gasser hat den von mir gezeichneten Canal noch nicht gesehen und ich bin gerade mit der Untersuchung von Keimscheiben der Gans und anderer Vögel beschäftigt, aber noch nicht in der Lage, Entscheidendes anzugeben.

Was seitdem über den fraglichen Gegenstand veröffentlicht ist, spricht mehr zu Gunsten meiner Ansicht, als der von Gasser. Denn einmal hat Strahl[2] seine erste Angabe, auf die Gasser[3] sich bezieht, dass die Einstülpungsstelle bei L. vivipara an derjenigen Stelle des Embryo liege, wo Kölliker's Kopffortsatz und der Primitivstreifen an einanderstossen, berichtigt und giebt jetzt an, die Einsenkung bilde sich mitten auf dem Primitivstreifen der Eidechsen.[4] Dann hat Kölliker am hintersten Ende des Primitivstreifs bei Kaninchenembryonen die Anlage eines Canals gefunden und endlich traf Rauber[5] beim Hühnchen genau dieselbe Situation, die ich gezeichnet habe.

Ich will nun Rauber gern zugestehen, dass sich am Boden der Primitivrinne vorübergehend mehrere Spalten bilden können, diese Erscheinung wäre vereinbar mit seiner und meiner Vorstellung, dass die Primitivrinne zum Urmunde gehöre. Indessen darauf kommt es hier nicht an, sondern auf die Bestimmung der Stelle, wo sich der Canalis neurentericus schliesslich bilde und in dieser Hinsicht verharre ich bei meiner Auffassung. —

---

[1] *Dies Archiv.* 1883. S. 363.

[2] *Ebenda.* S. 124.

[3] *Ebenda.* S. 363.

[4] *Ebenda.* S. 247.

[5] *Zoologischer Anzeiger.* 1883. S. 144.

3. Teleostei.

In jener bereits mehrfach citirten Mittheilung,[1] in der ich auf Grund orientirender Studien meine Anschauung über die Gastrula der Wirbelthiere überhaupt aussprach, nahm ich auch Bezug auf die Knochenfische und erwähnte, dass in dieser Klasse gleichfalls eine Einstülpung der Oberfläche des Blastoderms stattfinde. Diese Einstülpung führt zur Bildung einer Blase am hinteren Ende der Embryonalanlage, die in den Nahrungsdotter hineinragt und von mir schon früher bei mehreren Fischen gesehen und abgebildet war.[2] Ich nannte die Blase eine rudimentäre Allantois.

Zunächst weise ich auf einige neuere Abbildungen hin, die nach dem Leben entworfen sind und die als Allantois bezeichnete Blase zeigen. Fig. 1 bietet eine Ansicht des lebenden Eies vom Stint (Osmerus eperlanus) im optischen Durchschnitt gezeichnet. Die Umwachsung ist etwa zur Hälfte vollzogen, das Blastoderm am Rande dicker als am Scheitel, aber noch durchweg aus mehrfacher Zellenschicht bestehend, zwischen dem Blastoderm und dem Nahrungsdotter lagert eine klare Schicht, die sich deutlich von dem Nahrungsdotter durch das Lichtbrechungsvermögen unterscheidet, der Parablast. Rechts ist das Blastoderm beträchtlich dicker und hier findet eine Einstülpung hart am Rande statt, einen Blindsack bildend. Vor dieser Einstülpung zeigt sich innerhalb des Blastoderms ein Spalt der zwei Schichten von einander undeutlich trennt. Die tiefere Schichte ist die Anlage der Chorda. Fig. 2 ist nach dem Eie eines Cyprinoiden (Leuciscus rutilus?) entworfen. Die Umwachsung nähert sich dem Schlusse, auf der linken Seite des Bildes zeigt sich der Schild, am hinteren Ende tritt eine geschlossene Blase deutlich hervor. Fig. 3 endlich stellt ein Ei von Abramis Brama dar. Der Embryo umspannt mehr als vierfünftel der Peripherie des Dotters, sein Kopf und Schwanzende haben sich bis zu einem Grade genähert, wie es auch beim Hering zu beobachten ist. An seinem Hinterende ragt eine Epithelblase zum Theil frei gegen den Dotter vor.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie das in Fig. 1 gezeichnete Ei zeigt auch das Ei des Hechtes. Man sieht im optischen Medianschnitt die Einstülpung, wenn der freie Rand des Blastoderms in der Ausbreitung den Aequator der Kugel eben überschritten hat, doch erfolgt die Einstülpung etwas entfernter vom Rande als beim Stint. Die Beobachtung dieser Einstülpung veranlasste die Frage aufzuwerfen, ob diese Einstülpung, als deren wahrscheinliches Resultat die Bildung der Blase am hinteren Ende des Embryo erschien, etwa in Beziehung zu bringen sei mit dem Auftreten

[1] *Zoologischer Anzeiger.* 1879. S. 595.

[2] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. II. S. 474. Taf. XXIV, Figg. 1 u. 2. Bd. IV. S. 267. Taf. XVI Figg. 5 u. 7. Taf. XVII, Figg. 9 u. 23.

einer vorübergehend warnehmbaren medianen Furche auf der Oberfläche des Blastoderms, die in der Richtung der Axe des Embryo erscheint, aber verschwunden ist, wenn die Embryoanlage in bestimmter Begränzung hervortritt. Diese Furche zeigt sich bei allen Fischeiern, die ich kenne, verschwindet bald und hat, wie ich[1] zuerst hervorhob, keine Beziehung zur Bildung des Centralcanals. Es ist dieselbe Furche, die Lereboullet[2] bereits am Blastoderm des Hechteies gesehen hat und sillon dorsal nannte. Die Bedeutung dieser Erscheinung war mir unklar und es machte sich die Schwierigkeit fühlbar, an Eiern mit rascher Entwickelung, wie bei den Sommerlaichern und auch beim Hecht, zuverlässig zu bestimmen, wie sich die Bildung der Furche einleitet und womit die Erscheinung schliesst; denn die betreffenden Momente sind zu kurze, um sie mit Sicherheit zu erfassen. Ich erkannte die Nothwendigkeit, das Ei eines langsam sich entwickelnden Salmoniden von Tag zu Tag systematisch zu untersuchen. Hierzu nöthigte auch die von His vertretene Auffassung, dass die erste Bildung, die sich am Blastoderm des Lachses und der Forelle in der Nähe des Randes zeige, die Anlage des Hirns sei (Medullargrube His[3]). Der Kopf würde sich darnach randständig bilden. In weiterer Ausführung dieser Ansicht äusserte sich His dahin, dass der Rumpf des Embryo sich durch Zusammenlagerung der zu beiden Seiten der Kopfanlage befindlichen Hälften des Randwulstes bilde. Ich citire aus der ersterwähnten Arbeit die folgenden Aussprüche:

„Die Masse, aus welcher die Rumpfanlage hervorgeht, ist im Randwulste der Keimscheibe aufgespeichert, und sie gelangt dadurch an ihren Ort, das jeweilen die dem hinteren Ende des bereits abgegliederten Embryo zunächst liegenden Strecken an diese sich heranschieben und ihn nach rückwärts verlängern. . . .“

„Bei der Einbeziehung des Randwulstes in die Körperanlage liefern die äusseren, dem convexen Saume näher liegenden Zellen des Wulstes die Axialgebilde, die des inneren concaven Saumes gehen in die Seitentheile des Körpers über. . . .“[4]

Gegenüber dieser Theorie habe ich bereits früher Bedenken geäussert,[5]

---

[1] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. IV. S. 235.

[2] *Récherches d'Embryologie comparée sur le développement du brochet de la perche et de l'écrevisse.* Paris 1862.

[3] W. His, Untersuchungen über die Entwickelung von Knochenfischen, besonders über diejenigen des Salmens. *Zeitschrift für Anatomie.* Bd. I. S. 17 ff. — Derselbe, Untersuchung über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen). *Dies Archiv.* 1878. S. 181 ff.

[4] *Zeitschrift für Anatomie.* Bd. I. S. 19.

[5] Laichen und Entwickelung des Ostsee-Härings. *Jahresbericht der Commission für Untersuchung der deutschen Meere.* Berlin 1878. IV., V., VI. Jahrg. S. 211 ff.

2*

die ich nicht wiederholen will, da ich mittlerweile, auf erweiterte Beobachtungen mich stützend, solche Bedenken auch nach anderen Richtungen hin erheben möchte. Meinen Ausstellungen gegenüber dieser von His vertretenen Auffassung der Bildung des Embryo hat Balfour[1] sich vollständig angeschlossen.

Ich habe im Laufe des letzten Winters Gelegenheit gehabt, die Entwickelung der Forelle eingehend zu untersuchen. In der hiesigen, trefflich eingerichteten Brutanstalt der Hoffischer Gebrüder Kuffer wurden mir zwei thönerne Brutgefässe zur Disposition gestellt. In das eine Gefäss wurde eine am 9. November befruchtete Portion von mehreren Hundert Eiern übertragen, die von gelblich weisser Farbe waren, Männchen und Weibchen stammten aus einem hiesigen Gebirgsbache. Das zweite Gefäss wurde mit Eiern besetzt, die am 24. November befruchtet waren. Diese Eier, in der Grösse den ersteren gleich, waren von röthlicher Farbe und stammten aus einer von Würtemberg bezogenen Varietät, die gekocht lachsrothes Fleisch zeigt und hier im Handel als Lachsforelle bezeichnet wird. Die zur Befruchtung dienenden Männchen gehörten derselben Varietät an. Die Thiere waren in den zweckmässig eingerichteten Transportkästen lebenskräftig eingetroffen und tummelten sich lebhaft in den Bassins des Fischers. In den äusseren Charakteren und der Bezahnung des Vomer dieser Varietät fand ich keinen Unterschied von der typischen Form der Bachforelle. — Das Brütwasser lieferte die starke Quelle der Anstalt in einer Temperatur von + 9° C. und bei dem milden Winter schwankte die Temperatur in den nahe dem Ausflusse aufgestellten Behältern nur unbedeutend. Der Verlust an Eiern während des Brütens betrug kaum zwei Procent. Die Entwickelung verlief in beiden Portionen gleichmässig normal. Täglich wurden von jeder Portion zwölf Eier entnommen, die Differenzen der Entwickelung der beiderseitigen Tagesportionen hielten sich meistens innerhalb der Grenzen einer etwa zwölfstündigen Entwickelungsdauer. In beiden Portionen erfolgte das Ausschlüpfen einiger Embryonen am 47. Tage.

Die Behandlung der Eier war folgende: unmittelbar aus dem Bruttroge wurden dieselben in eine reichliche Portion einer Chromsäurelösung von $^1/_3$ Procent übertragen, blieben darin 24 Stunden, hierauf für ein bis zwei Stunden in destillirtes Wasser gebracht, worauf die Eihaut sich leicht ablösen liess. Die geschälten Eier wurden 12. Stunden lang in destillirtem Wasser ausgewaschen und dann verschiedener Behandlung unterzogen. Ein Theil wurde dann sofort in allmählich verstärktem Alkohol erhärtet. Der Alkohol von successive 30, 50, 70 und endlich 90 Procent wurde in

[1] *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Bd. I. II. Hälfte. S. 274 ff.

Intervallen von sechs Stunden gewechselt. Ein anderer Theil der Eier wurde aus dem Wasser in eine Mischung gebracht, die aus gleichen Theilen von absolutem Alkohol, Glycerin und destillirtem Wasser bestand, hierin blieben die Eier vier Stunden lang und wurden dann in absoluten Alkohol übertragen. Diese letztere Methode erwies sich für die Conservirung der Zellen und besonders der karyokinetischen Kernfiguren als die beste. Wiederholte Messungen an der Oberfläche der Keime und Embryonen in den verschiedenen Phasen dieser Behandlungsweise mit dem Ocularmikrometer bei Anwendung von System 2 Hartnack ausgeführt, ergaben keine wahrnehmbaren Differenzen, die auf Schrumpfung oder Quellung zu beziehen gewesen wären. Insbesondere zeigte die Oberfläche der in Furchung befindlichen Keime keine Irregularitäten. Für Serienschnitte wurden die Eier nach der Erhärtung in der neutralen Carminlösung gefärbt, deren Bereitung bereits in dem die Reptilien behandelnden Artikel beschrieben ist. Nach ein- bis zweitägigem Verweilen in der Farbe wurden die Objekte in eine Lösung von $^1/_2$ Procent Salzsäure, 50 Procent Wasser und 50 Procent Glycerin gebracht, um den Farbstoff mehr auf die Kerne zu concentriren, dann mit Wasser vier bis fünf Stunden ausgewaschen. Vor der Einbettung kamen die Objekte auf die Dauer von zwölf Stunden in absoluten Alkohol, dann erfolgte das Klären durch Nelkenöl. Die Einbettungsmasse bestand aus einem Gemenge von gewöhnlichem harten Paraffin und einem bei Zimmertemperatur knetbarem, das von Hrn. Merk in Darmstadt bezogen werden kann. Die Mischungsverhältnisse richten sich nach der Temperatur, bei 15 bis 18° C. nimmt man ein Volumen des Merk'schen Paraffins auf zwei Volumen des harten. Das Paraffin wurde in bekannter Weise, z. B. durch Terpentin entfernt, der Einschluss erfolgte in Canadabalsam.

Für das Studium der Flächenansichten des Blastoderms und der Embryonen wurden die Eier unmittelbar nach der Ablösung der Eihaut untersucht und gezeichnet. Die zugehörige Schnittserie konnte dann hergestellt werden, indem die Zeichnung den Anhalt gab, um das gezeichnete Ei wieder aufzufinden oder aus dem übrigen Vorrath desselben Tages ein ganz entsprechendes Objekt auszuwählen.

Bildungen an der Oberfläche des Blastoderms.

Am 8. Tage nach der Befruchtung waren einige Eier noch in der Furchung begriffen, bei den meisten Eiern aber hatte die Ausbreitung des Keimes bereits begonnen und am Ende des Tages umspannte das kappenförmige Blastoderm etwa 60°. Das Bild in Fig. 4 ist dem Anfange des achten Tages entnommen und zeigt das Blastoderm von der Seite des Keimpols aus betrachtet. Dieses Blastoderm umspannte im grössten Bogen etwa 50°,

der Umfang war ziemlich regelmässig kreisförmig, der Durchmesser des Kreises mit dem Mikrometer gemessen betrug 1·68 mm. Der verdickte Rand erscheint bei auffallendem Lichte als heller Ring und zeigt an einer Stelle eine kuglige prominirende Bildung, die Schwanzknospe (Oellacher); mit dieser im Zusammenhange, aber von dem Randwulste durch eine Einsenkung gesondert, liegt excentrisch im Blastoderm ein gewölbtes Feld, der Embryonalschild, innerhalb welches die nächsten Entwickelungserscheinungen verlaufen. Dieses Stadium steht in der Mitte zwischen zweien von Oellacher[1] abgebildeten, die er als Stadien des runden und querovalen Embryonalschildes bezeichnet. Der Schild hatte an dem von mir zur Zeichnung benutzten Eie eine grösste Breite von 0·93 mm und mass in der Axenrichtung, d. h. in der Richtung von der Schwanzknospe zum Centrum des Blastoderms hin 0·66 mm. Aber diese Dimensionen gelten nur für einen rasch vorübergehenden Zeitpunkt. Die Schwanzknospe prominirt stärker als der Schild und ist daher von demselben äusserlich abgegrenzt doch besteht im Innern unmittelbarer Anschluss beider Theile aneinander.

Die nächste Erscheinung besteht in einer Einsenkung oder Einstülpung der Oberfläche des Schildes, wie am Blastoderm der Reptilien und Vögel. Es leitet sich damit die Bildung einer in der Axenrichtung des Schildes verlaufenden Furche ein, die von den frühern Beobachtern, K. E. v. Baer, C. Vogt, Lereboullet und Stricker bereits erwähnt und als Rückenfurche bezeichnet worden war. Die Furche wurde in directe Beziehung zur Bildung des Nervenrohrs gebracht und es sollte aus derselben durch Schliessung ihrer Ränder der Centralcanal entstehen.

Diesen Anschauungen bin ich zuerst entgegengetreten und habe die Bildung des Nervenrohrs anders geschildert.[2] Ich hob hervor, dass die Rückenfurche spurlos verstreiche, dann sich ein gewölbter massiver Medullarstrang bilde und derselbe erst nachträglich durch Dehiscenz der Zellen im Innern hohl werde. Diese Darstellung ist seitdem von verschiedenen Autoren, am eingehendsten von Oellacher bestätigt worden.

Die erste Spur dieser Einsenkung ist früher nicht in wünschenswerther Weise beobachtet worden, ich beziehe mich daher im Folgenden nur auf die neueren Beobachtungen von Oellacher und His. Ersterer giebt an dass bei der Forelle im Stadium des querovalen Embryonalschildes, welches Stadium an den beiden von mir benutzten Portionen der Forelleneier auf den 8. bis 9. Tag fiel, sich eine Rinne zeige, die von der vordern Grenze

---

[1] Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische. *Zeitschrift für Zoologie.* 1873. Bd. XXIII. Taf. I, Figg. 7 u. 8.

[2] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. IV.

der Schwanzknospe aus bis über die Mitte des Embryonalschildes hinziehe[1] und dann unmerklich auslaufe. In einem darauf folgendem Stadium, das Oellacher durch einen birnförmigen Embryonalschild charakterisirt sein lässt, und das ich am 9. Tage traf, giebt er als Veränderung an, dass die Furche an ihrem hinteren Ende verstrichen sei und sich nur noch entlang der beiden vorderen Drittel der Länge des Schildes finde und am vordersten Ende in eine Art von Bucht ausgehe, der Schild sei convexer geworden.[2] Weiterhin im Stadium des rhomboidalen Schildes, das ich am Anfange des 10. Tages fand, sah Oellacher die Längsfurche in den mittlern zwei Vierteln des verlängerten Schildes und bemerkte etwa in der Mitte der Länge derselben eine kurze Querfurche, die sich an ihren Enden vertiefte.[3]

Im Wesentlichen erscheint also nach dieser Darstellung die Einsenkung vom ersten Anfange an als eine Längsfurche in der Mittellinie des leichtgewölbten Schildes.

Ganz anders schildert His den Vorgang am Lachskeim. Nach mehreren von ihm beobachteten Entwickelungsreihen macht sich etwa um den achten Tag, an Keimscheiben von 2 bis 2.4^{mm} Durchmesser, die erste auf die „Embryogliederung" hinweisende Oberflächenformung geltend. Eine gegen die Mitte im Bogen vorspringende Falte grenzt das in der hinteren Hälfte gelegene Embryogebiet ab, die zwei Schenkel der Falte umschliessen einen nach hinten breit sich öffnenden Winkel, der vordere Theil des umschlossenen Gebietes ist zur Grube vertieft und letztere läuft nach rückwärts in zwei Rinnen aus, die einen Längswulst zwischen sich fassen.[4] Durch einige Zwischenformen geht dann diese Bildung in diejenige über, die ich nach einer Abbildung von His in Fig. 24 copirt habe. Der Durchmesser der Keimscheibe beträgt dann 3·2^{mm} und die Bildung erscheint beim Lachs zwischen dem 8. und 11. Tage. His[5] schildert diese Bildung als kleeblattförmige Embryonalanlage, unterscheidet daran die vom Bogenwulst umschlossene „Medullargrube", innerhalb der Grube die Medianfurche, die vordere ausgedehntere und eine hintere kürzere Querrinne. Nach vorn vertieft sich die Medullargrube bedeutend. Die Deutung, die His dieser Erscheinung giebt, geht dahin, die ganze Bildung repräsentire die Anlage des Hirns, welches also als Erstes aufträte und dem Randwulste sich unmittelbar anschlösse. Die seitlich abgerundeten Vorsprünge,

---

[1] *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XXIII. S. 22. Taf. I, Fig. 8.

[2] A. a. O. S. 38. Fig. 9.

[3] A. a. O. S. 40. Fig. 10.

[4] *Dies Archiv.* 1878. S. 186. Fig. 5.

[5] *Zeitschrift für Anatomie.* Bd. I. S. 17. Fig. 1. — *Dies Archiv.* 1878. S. 181. Fig. 1.

in die die Enden der vorderen Querfurche eindringen, fasst His als Augenanlagen auf.

Ich muss nun gleich bemerken, dass His mittheilt, seine Beobachtungsreihe am Lachse weise eine Lücke auf; das nächste Stadium, das er zeichnet, stammt vom 14. Tage und zeigt den länglich gestreckten Embryo, an welchem Kopf und Rumpftheile wohl zu unterscheiden sind. Es fehlen aber diejenigen Stadien, die zur Controle der Deutung jener kleeblattförmigen Anlage die wichtigsten wären.

An dieser kleeblattförmigen Anlage imponirt einmal die Breite und dann der stark gewulstete Rand, der die Einsenkung vorn und seitlich umgiebt. Die Breite der Medullargrube beträgt 0·4 mm, die jedes Seitenwulstes 0·3 mm, der vordere Bogenwulst ist ca. 0·35 mm breit; die ganze Anlage hat eine Länge von 1·45 mm inclusive der Randknospe (Schwanzknospe Oellacher), und eine Breite von 1·3 mm. Schliesst man bei dem Längenmaass den Randwulst mit der Knospe aus, so ist die Anlage breiter als lang.

Auf den ersten Blick harmoniren die Beobachtungen von His und Oellacher gar nicht.

Ich habe nun gefunden, dass die Vorgänge am Blastoderm des Lachses und der Forelle doch weit mehr übereinstimmen, als aus dem mitgetheilten zu entnehmen war.

Den Beginn der Einstülpung habe ich an den beiden zur Beobachtung benutzten Portionen nicht vor dem 8 Tage angetroffen. Das würde also schon eine Uebereinstimmung mit dem Lachsei ergeben. — Der Durchmesser der Keimscheibe an 48 Forelleneiern aus der ersten Hälfte des 9. Brüttages schwankten zwischen 2 und 2·8 mm. Die Schwanzknospe war stets deutlich kuglich umgrenzt wie Oellacher es zeichnet.

Die Form der Einstülpung variirt beträchtlich. Als erste Spur derselben fand ich ein kleines Grübchen von rundlichem Umfange im hintern Theile des Schildes, daraus geht eine Rinne hervor, die ich ebenso oft in querer als longitudinaler Richtung antraf.

Im weitern Verlaufe zeigt sich eine kreuzförmige Grube, die besonders an den Eiern der Varietät mit rothem Fleische scharf ausgeprägt war und in der ersten Hälfte des 9. Tages bei mehreren Eiern genau in der Form auftrat, wie die Fig. 5 sie zeigt. Die Grube liegt in Mitten des Schildes, das Centrum der tief einschneidenden Kreuzfurche fällt etwas hinter das Centrum des Schildes, doch ist die Lage innerhalb des Schildes keine ganz constante. An dem Praeparate, dem die Fig. 5 entnommen ist, mass der Querschenkel der Grube 0·5 mm in der Länge und war breiter als der Longitudinalschenkel, letzterer zugleich etwas kürzer und an seinen Enden enge spaltförmig. Ein gewulsteter Rand umgab die Grube in Form eines

Rhombus, dessen Seiten nach Innen gegen die Grube gewölbt vorsprangen, was besonders bei den beiden hintern Seiten der Fall war, derart, dass der hintere Abschnitt des longitudinalen Schenkels als feine Rinne zwischen zwei Wülsten verlief.

Es kann wohl ebensowenig einem Zweifel unterliegen, dass diese kreuzförmige Grube der Medullargrube von His am Lachskeim entspricht, wie es bezweifelt werden kann, dass dieser Einstülpungsvorgang dem am Reptilienei beobachteten zu vergleichen sei. Selbst in der Form der äusseren Oeffnung finden sich Parallelen in beiden Fällen. Auch bei Coluber Aesculapii zeigt sich an der Oeffnung ein querer und longitudinaler Schenkel, wenn auch nicht in Kreuz-, so in T-Form,[1] die Wülste, die ich an der citirten Abbildung mit *z z* bezeichnete, sind an diesem Prostoma der Forelle nicht zu verkennen, es sind die beiderseits den hintern Theil des longitudinalen Schenkels begrenzenden Wülste. Noch mehr übereinstimmend erscheinen die Oeffnungen bei Coluber und Lachs etwas früher, wo man in beiden Fällen einen hufeisenförmig gebogenen Spalt hat mit einem von hinten her in die Höhlung des Hufeisens hineinragenden Wulste,[2] der noch nicht durch eine mediane Rinne getheilt ist.

War die Umgrenzung der Einstülpungsöffnung im vorigen Bilde besonders regelmässig gestaltet, so zeigt Fig. 6 eine andere etwas abweichende Configuration des Prostoma; auch dieses Bild ist nach einem Ei der rothen Varietät am 9. Brüttage gezeichnet worden. Auffallend war hier zunächst der grössere Abstand der Einstülpung vom Randwulste und speciell von der Schwanzknospe. Das Kreuz ist sehr deutlich, aber am vordern wie am hintern Ende findet sich noch je eine kurze Querfurche, das gewulstete Peristom hat etwa Kartenherzform und es beginnt an diesem Praeparate bereits ein Ueberwiegen des longitudinalen Schenkels der kreuzförmigen Bildung über den queren, der erstere mass nur 0·5 mm, der quere knapp 0·3 mm.

Am 10. Tage traf ich durchgängig entweder vollständigen Schwund der queren Furchen oder dieselben wenigstens im Verschluss begriffen; einfache Längsrinnen im Schilde waren an den gelblich weissen Eiern der hiesigen Forelle ausschiesslich zu sehen, an den röthlichen Eiern waren noch Reste der queren Furchen zu erblicken. Ein solches Objekt bietet die Fig. 7. Das Blastoderm bildete eine Kappe, deren freier Rand noch nicht den Aequator erreicht hatte, der Schild maass in der Quere 1·4 mm in der Länge etwas weniger, die Längsrinne betrug kaum 0·6 mm.

[1] *Dies Archiv.* 1882. Taf. IV, Fig. 40 *f. g.*

[2] Vergl. His, *Dies Archiv.* 1878. S. 188 und Kupffer, *Dies Archiv.* 1882. Taf. IV, Fig. 40 *b.*

Am Uebergange vom 10. zum 11. Tage waren die Eier zur Hälfte überwachsen und entsprachen etwa dem Stadium das Oellacher als das des lanzettförmigen Schildes bezeichnet.[1] Die quere Hauptfurche ist durchweg ganz verschwunden, es zeigt sich eine lange Rinne in der Medianlinie, die Primitivrinne; sie stellt die Fortsetzung des longitudinalen Schenkels der bisherigen Kreuzfurche dar, ist in ihrer ganzen Ausdehnung von einem gewulsteten Rande eingefasst, der am vordern Ende von einer Seite zur andern bogenförmig übergeht; am hintern Ende der Furche verbinden sich die beiden seitlichen Ränder mit einander zu einem medianen rundlichen Strange, den man Axenstreif oder Primitivstreif nennen kann, wenn derselbe auch nicht ganz der gleichbenannten Bildung am Vogelei entspricht. Dieser Axenstreif erstreckt sich bis zur Schwanzknospe (Fig. 8 u. 9). Einen Schild als solchen sehe ich nicht mehr, der in den zuletzt genannten Figuren gezeichnete helle Saum ausserhalb der gewulsteten Ränder der Rinne kann nicht mehr diese Bezeichnung führen, sondern hat eine andere Bedeutung und entspricht dem Mesoderm.

Die Primitivrinne erscheint in dieser Zeit entweder als ein ganz gleichmässig feiner Spalt ohne irgend welche Erweiterung, oder sie ist nicht so regelmässig gebildet, sondern zeigt hier und da kleine Erweiterungen in Form kurzer Querfurchen, aber diese Stellen sind ganz inconstante, kein Ei sieht genau wie das andere aus. Es lag mir daran zu bestimmen, welches die äusserste Entfernung wäre, die das vordere Ende der Primitivrinne, vom Rande des Blastoderms aus gemessen, an diesen Eiern erreichte. Bei einer Durchsicht von 48 Eiern des 10. und 11. Tages liessen sich mittels der Loupe leicht diejenigen auswählen, an denen die Längenentwickelung der Rinne besonders hervortrat, es waren 10. Objecte. Die Messung mittels des Mikrometers, in der Combination von Hartnack, Syst. 2 Oc. 2 bei guter Beleuchtung ausgeführt, ergab als grössten Abstand des vordern Endes der Primitivrinne von dem Rande des Blastoderms 1·82 ^{mm}. Dieses Ei ist in Fig. 9 abgebildet, der Rand des Blastoderms halbirt etwa die Dotterkugel, das hintere Ende der Rinne war etwa 1 ^{mm} vom Scheitel der Schwanzknospe entfernt.

Am Ende des 11. und Anfange des 12. Tages war an den Eiern beider Portionen die Primitivrinne verschwunden und es lag ein massiver convexer Axenstreif in der ganzen Ausdehnung, die die Rinne eingenommen hatte, vor, Fig. 10. Am vordern Ende war der Streif breiter und mehr prominirend als in den hintern zwei Dritteln seiner Länge. Der Abstand des vordern Endes des Axenstreifs vom Rande des Blastoderms entsprach der Entfernung des vordern Endpunktes der Primitivrinne von demselben

[1] Oellacher, a. a. O. S. 40. Taf. I, Fig. 10.

Punkte des Blastoderms im nächst vorhergehenden Stadium. Beispielsweise betrug an dem in Fig. 10 abgebildeten Praeparate die gesammte Länge des Axenstreifs vom Blastodermrande an 1.85 mm, in anderen Praeparaten weniger, 1·78, 1.73 mm, wie ja auch die Länge der Primitivrinne schwankt. Da ich, wie eben erwähnt, an 48 Eiern des 10. und 11. Tages den grössten Abstand des vordern Endes der Primitivrinne vom Blastodermrande auf 1.82 mm bestimmt hatte, so harmoniren die Ergebnisse der Messung mit dem Resultate der Beobachtung, dass der Axenstreif in seiner Ausdehnung dem Bereich der Primitivrinne entspricht. Durch den Verschluss der Rinne entsteht der Axenstreif, indem die lateralen Wände der Rinne sich in der Mittellinie enge an einander legen und die gewulsteten Seitenränder, die sich vor der Rinne im Schlussbogen verbinden (Fig 8 u. 9) bei diesem Schlusse in der Mittellinie sich mit einander vereinigen. Demgemäss scheint der Axenstreif schmäler, als die quere Dimension der Rinne inclusive ihrer gewulsteten Ränder beträgt. Vergleicht man die Fig. 9 mit der Fig. 10, die für diese aufeinander folgenden Stadien als typische gelten dürfen, so springt die relative Schmalheit des Axenstreifs ohne Weiteres in die Augen. Den Dimensionen nach verhielt es sich an den beiden zu den Abbildungen benutzten Praeparaten folgendermaassen: An dem Praeparate der Fig. 9 betrug die gesammte Breite des verdickten Streifens, der in der Axe die Primitivrinne trägt, also die Breite der Rinne und der beiden dieselben umfassenden gewulsteten Ränder zusammen 0·3 mm, an dem Praeparate der Fig. 10 die stärkste Breite des Axenstreifs 0·16 mm.

Es giebt also einen Zeitpunkt in der Entwickelung des Forelleneies, wo äusserlich jede Spur der Einstülpung, die sich zuerst als tiefe Grube mit vorherrschend querer Dimension, dann als longitudinale Primitivrinne zeigt, verschwunden ist, ohne dass sich ein Embryo mit Kopftheil und Metameren des Rumpfes erblicken liesse. Dieses Stadium ist charakteristisch für die Teleosti, aber es geht sehr rasch vorüber. Nach den Erfahrungen, die ich an den beiden Portionen von Forelleneiern machte, kann ich angeben, dass bei dieser Art das Verschwinden der Primitivrinne mit der vollendeten Umwachsung der halben Dotterkugel durch das Blastoderm coïncidirt; überschreitet der Rand des Blastoderms den Aequator, so hat man den Axenstreif ohne Rinne vor sich. An diesem Axenstreif, wie derselbe in ganzer Länge in Fig. 10 vorliegt, wobei das hintere Ende die „Schwanzknospe" erreicht, müssen zwei Regionen unterschieden werden, und zwar die vordere, die sich so weit erstreckt, als überhaupt eine Einstülpung stattgefunden hat, und die hintere Region, die hinter der ursprünglichen Einstülpung (Prostoma nach meiner Auffassung, Medullargrube His) gelegen

ist und an die „Schwanzknospe“ anschliesst. Diese Scheidung wird auch durch die differenten Bilder, die die Querschnitte aus beiden Regionen darbieten, gerechtfertigt. Ein Querschnitt durch die vordere Region des Axenstreifs zeigt zwei eingesenkte Epithellagen, die sich in einer medianen Contactfläche aneinander legen; ein Querschnitt durch die hintere Region lässt einen Strang sehen, an dem sich concentrische Anordnung der Zellen zeigt, ohne mediane Trennungsfläche.

Nachdem die Primitivrinne ganz verschwunden ist und der Axenstreif ihre Stelle eingenommen hat, tritt bald eine neue Erscheinung auf, der Kopftheil, bestehend aus der Anlage des Hirns, der Augen und der Schlundsegmente. Dieser Kopftheil schliesst sich unmittelbar an das vordere Ende des Axenstreifs an, ist von letzterem aber doch abgegrenzt, indem die Oberfläche des stark gewölbten vorderen Endes des Axenstreifs sich gegen den Kopftheil deutlich senkt; es ist der Kopftheil also zunächst flacher, als der angrenzende Theil des Axenstreifs. Am 11. Tage sah ich bereits an einigen Eiern diese Bildung, am 12. Tage wiesen alle dieselbe auf.

Der Kopftheil ist durchaus massiv, es zeigt sich weder eine Furchenbildung an der Oberfläche desselben, noch weisen Querschnitte und Flachschnitte im Innern eine Spur einer Trennung nach, wie es im ganzen Bereich der vorderen Region des Axenstreifs der Fall ist, wo sich eine mediane Trennungslinie findet, die auf den Verschluss der Primitivrinne zurückzuführen ist.

Der Kopftheil erscheint, bevor die Urwirbel zu sehen sind, doch treten die vordersten Urwirbel unmittelbar darnach auf.

Fig. 11 zeigt ein Ei mit Axenstreif und Kopftheil vom Anfange des 12. Tages. Das Ei gehörte zu der Portion, die die Varietät mit röthlichem Fleische geliefert hatte. An dem Bilde fällt zunächst die Beschaffenheit des Axenstreifs auf, der geschlängelt ist. Die Erscheinung war an allen Eiern dieses Tages in mehr oder weniger ausgeprägtem Grade zu sehen. Oellacher zeichnet an einem etwas älteren Embryo gleichfalls derartige Krümmungen und bemerkt dazu, die Krümmungen verliefen in zweierlei Hauptebenen, in horizontalen und Querebenen. Er, Oellacher, halte es für möglich, dass diese Krümmungen vielleicht nicht als Kunstproducte der Erhärtungsflüssigkeit aufzufassen seien, sondern mit Verschiebung der Zellenmassen des „Medullarstranges“ zusammenhingen, die in der Entwickelung des Organes begründet wären. Dieser Ansicht möchte ich mich anschliessen, denn die Krümmungen zeigen sich nur in engbegrenzter Periode und coïncidiren am Axenstreif mit dem Beginn der Urwirbelbildung. Am Hirnstrange gewahrt man später dasselbe Phänomen. Wäre diese Schlängelung eine Wirkung der Erhärtung, so müsste sich am Blastoderm beiderseits

vom Strange eine entsprechende Runzelung oder Faltung wahrnehmen lassen, was aber durchaus nicht der Fall ist. Ich erkläre mir diese Erscheinung als eine Folge des expansiven Wachsthums des Stranges, mit dem das Wachsthum des Blatoderms nicht gleichen Schritt hält. Für die Abbildung habe ich absichtlich ein Praeparat gewählt, an dem die Schlängelung besonders scharf hervortrat.

Es wäre hier die Frage aufzuwerfen, ob der Kopftheil ausserhalb des Bereiches des Axenstreifs entsteht, derart, dass die Primitivrinne und ihre Ränder an dieser Bildung keinen Antheil haben, oder ob der vorderste Theil des Axenstreifs sich in den Kopftheil umwandelt. Die Structur des Kopftheils ist, wie die später zu besprechenden Durchschnitte ergeben, eine von der des Axenstreifs abweichende, die Anordnung der Zellen in beiden Regionen differirt auffallend, aber diese Thatsache entscheidet die aufgeworfene Frage nicht, denn die dem Axenstreif ursprünglich zukommende Ordnung der Zellen ändert sich im weiteren Gange der Entwickelung in der Richtung von vorn nach hinten, und zwar in der ganzen Länge des Stranges bis zu der Stelle der ursprünglichen Einstülpung. Diese Umlagerung der Zellen geht der Bildung des Nervenrohrs voraus. So könnte also auch der Hirnstrang aus dem proximalen Ende des Axenstreifs hervorgegangen sein. Einen Anhaltspunkt zur Beantwortung dieser Frage suchte ich durch Messung zu erlangen. Die längste Entwickelung des Axenstreifs war unmittelbar vor dem Erscheinen des Kopftheils auf 1·85 ^{mm} bestimmt worden. An dem Ei, nach welchem die Fig. 11 gezeichnet ist, betrug der Abstand vom Rande des Blastoderms bis zur Grenze zwischen Axenstreif und Kopftheil in gerader Linie genau dasselbe, nämlich 1·86 ^{mm}, aber ohne Veranschlagung der Krümmungen. Diese letzteren mit in Betracht gezogen, so hätte der Axenstreif zwischen den Stadien der Figg. 10 und 11, die um etwa 12 Stunden Brütdauer von einander differiren, nicht unerheblich an Länge zugenommen. Natürlich bieten solche Messungen keine sichere Entscheidung, denn sie erfolgen an verschiedenen Eiern von nicht ganz gleicher Grösse und bei nicht genau übereinstimmender Ausdehnung des Blastoderms, dessen Zuwachs zwischen den zwei Messungen nicht in Berechnung gezogen werden kann, wie man ebenso wenig bestimmen kann, ob die Längenzunahme des Axenstreifs dem Zuwachse des Blastoderms entspricht. Aber die Messung ergab wenigstens das Resultat, dass das hintere Ende des Kopftheils in dem Stadium der Fig. 11 weiter von dem Blastodermrande entfernt ist, als das vordere Ende des nicht gekrümmten Axenstreifs der Fig. 10 von demselben Punkte, und dieses Resultat harmonirt mit der Annahme, dass der Kopftheil vor dem Axenstreif sich bilde. Dafür spricht auch der unmittelbare Augenschein; der Kopftheil ist zuerst bedeutend flacher als der Axenstrang.

Der Kopftheil besteht aus einem medianen Strange, der Anlage des

Gehirns (Fig. 11, *h*) und zwei paarigen Anlagen zur Seite desselben, die gleich nach dem Erscheinen des Stranges auftreten. Das vordere Paar, *o*, stellt die massiven, mit dem Hirnstrange zusammenhängenden Augenanlagen dar, das hintere Paar zeigt zwei gewölbte rundliche Höcker an der Grenze des Hirnstranges gegen den Axenstreif. Diese Höcker schmiegen sich zwar eng an den Hirnstrang an, aber auf Querschnitten erscheinen sie mit demselben nicht im Zusammenhange. Zuerst hielt ich diese Bildungen für die Anlage der Gehörbläschen, aber eine lückenlose Beobachtungsreihe ergab, dass es sich nicht darum, sondern um die erste Anlage der Schlundsegmente (Visceralbögen) handelte. In derselben Gegend erscheinen später die Gehörblasen, aber unter Umständen, wobei eine Verwechselung derselben mit den Schlundsegmenten ganz ausgeschlossen ist.

Verglichen mit dem vorhergehenden Bilde zeigt Fig. 11 noch eine Aenderung, und zwar am hinteren Ende des Axenstreifs. Der Streif theilt sich in zwei Schenkel, die vor der „Schwanzknospe“ divergirend in den Randwulst übergehen. Diese Schenkel hat Oellacher[1] bereits gesehen und sehr gut gezeichnet. Ich halte dieselben für die Homologa der Sichelhörner bei Reptilien und Vögeln. Dafür spricht nicht allein die äussere Aehnlichkeit, sondern vor Allem die Lage am hintere Ende des Axenstreifs. Berücksichtigt man, dass der Axenstreif sich in der Ausdehnung der ursprünglichen Einstülpung incl. der Primitivrinne gebildet hat, so läge, was hier am hinteren Ende des Axenstreifs auftritt, zugleich hinter dem Urmunde, wie die Sichel bei Reptilien und Vögeln.

Ein besonderer Umstand kommt aber hier bei der Forelle zur Berücksichtigung. Es liegt nahe, die hinter dem Urmunde gelegene sogenannte „Schwanzknospe“ mit dem medianen Theile der Sichel bei Reptilien und Vögeln zu vergleichen, den Koller als Sichelknopf bezeichnet hat, und der das erste Bildungsmaterial für den caudalen, hinter dem Prostoma entstehenden Theil des Embryo concentrirt. Bei Reptilien sowohl wie bei Vögeln hängt dieser Sichelknopf mit den lateralen Sichelhörnern continuirlich zusammen. Das ist nun bei der Forelle nicht der Fall: Oellacher's Abbildungen zeigen ebenso wie meine Praeparate die „Schwanzknospe“ kugelig umgrenzt und innerhalb des Winkels der divergirenden Sichelhörner gelagert, von diesen aber deutlich abgesetzt. Die „Schwanzknospe“ erscheint als eine hinter dem Axenstreif und hinter der Vereinigungsstelle der beiden Sichelhörner gelegene Anlage.

Aehnlich zeigen sich die Verhältnisse beim Hecht, nur ist die Schwanzknospe nicht so kugelig prominirend, sondern zuerst mehr plattenartig gebildet und bedingt am äussersten Rande des Blastoderms eine Prominenz

[1] A. a. O. Taf. I, Figg. 12 u. 13.

(Fig. 18). Die Sichelhörner, *s i*, sieht man im Relief der Oberfläche in dem frühen Stadium der Fig. 18 ganz deutlich. Von der Gegend des Prostoma, *p r*, lateralwärts in den Randwulst ausstrahlend fassen die Sichelhörner die Schwanzknospe zwischen sich, wie bei der Forelle. Sehr bald ändert sich das Bild, die Sichelhörner und die Schwanzknospe verschwinden äusserlich, die kleine grubenförmige Einsenkung die in Fig. 19 zu sehen ist, gestaltet sich zu einer medianen Rinne, die sich nach vorn erstreckt und in dem Maasse als sie sich verlängert, sich hinten schliesst, wobei ein kurzer Axenstreif auftritt (Fig. 19), der im weitern Verlaufe bei totalem Schwunde der Primitivrinne sich merklich verlängert. Am vordersten Ende der Anlage erscheint dann der Kopftheil als eine gewölbte Scheibe, die beiderseits etwas ausgebaucht ist. Die Scheibe stellt die Hirnanlage mit den Augenknospen dar.

Die Hechteier, denen die Abbildungen Figg. 18—20 entnommen sind, entwickelten sich bei warmer Frühlingswitterung Anfangs Mai so rasch, dass es mir nicht gelang eine vollständige Serie aufeinander folgender Stadien dieser frühen Periode zu zeichen. Ich kann also nicht sagen, ob der prominirende Axenstreif, der in der Fig. 19 zu sehen ist, zwischen diesem Stadium und dem nächsten, dass ich in Fig. 20 zeichnete, zeitweilig längere Ausdehnung besessen hat und sich etwa während des Erscheinens der Hirnanlage bereits zurück zu bilden begonnen hatte. Die verschiedenen aufeinanderfolgenden Bildungen setzen sich überhaupt nicht so scharf von einander ab, wie bei der Forelle.

Kehren wir zu dem Forellenei zurück, so kommt zunächst Fig. 12 aus dem Anfange des zwölften Tages zur Besprechung. Der Kopftheil hat sich etwas in die Länge gestreckt, die Augenknospen haben sich vergrössert, hinter der ersten paarigen Anlage der Schlundsegmente zeigt sich ein eigenthümliches Ausstrahlen der Substanz des Axenstreifs nach beiden Seiten hin, indem sich der Streif an dieser Stelle zugleich abflacht. Das Bild dieses Vorganges ist sehr variabel und sehr rasch vorübergehend. Unter den 24 Eiern vom zwölften Brüttage, die durchmustert wurden, stimmten nicht zwei nach der Beschaffenheit dieser Grenzgegend vollständig mit einander überein. Dieses äusserlich sichtbare Ausstrahlen der Substanz des Axenstreifs ist nicht allein auf diese Gegend beschränkt, sondern zeigt sich am folgenden Tage weiter hinten, indessen nicht so deutlich wie hier. Mit voller Sicherheit lässt sich sagen, dass diese Verschiebung der Masse dem Auftreten der Urwirbel vorausgeht und Durchschnitte ergeben Beziehungen zwischen beiden Erscheinungen, die Urwirbel bilden sich aus dem Axenstreif.

Fig. 13 entspricht einem um 24 Stunden älteren Stadium, also etwa der Mitte des 13. Tages und zeigt wichtige Veränderungen. Die Um-

wachsung des Dotters durch das Blastoderm, naht sich dem Ende; ein Randwulst schnürt die Dotterkugel etwas ein, was vorher nicht zu sehen war, der unbedeckte Theil des Dotters ragt als stärker gewölbtes Kugelsegment aus dem Blastotrema hervor. Der langgestreckte Embryo zeigt deutlich zwei Abtheilungen, den Kopftheil und die Region des Axenstreifs, die sogenannte Schwanzknospe ist verstrichen und, wie es scheint, in den Randwulst aufgegangen, die Sichelhörner dagegen sind nach wie vor deutlich zu sehen, sie divergiren spitzwinkelig und verlieren sich beiderseits in den Randwulst.

Der Kopftheil ist merklich länger geworden und besteht aus dem cylindrischen, massiven und ungegliederten Hirnstrange, dessen vorderem Ende die bereits hohl werdenden Augenanlagen anhängen. Diese gehen also jetzt aus dem Zustande der massiven Knospen in das Stadium der primären Augenblasen über. Bei allen Teleosteern, die ich kenne, beginnt das Hohlwerden des Nervensystems an den Augen und es schreitet dieser Process der Dehiscenz durch die Augenstiele auf das Vorderhirn über.

In der hintern Hälfte des Kopftheils sieht man jetzt zwei Paare von Schlundsegmenten, die als rundliche Knöpfe jederseits dem Hirnstrange angelagert sind. Das hintere Paar liegt nahe der Grenze der Urwirbelregion, das vordere davon merklich abgerückt. Diese Segemente sind bis jetzt noch massiv, werden aber innerhalb der nächsten 24 Stunden hohl. Die Grenze des Hirnstranges gegen den Axenstreif verwischt sich allmählich, indem der erste an Stärke zunimmt.

Mit dem vordern Ende des Axenstreifs beginnt die Region des Rumpfes und der Urwirbel. Die Bildung der Urwirbel unterscheidet sich von derjenigen der Schlundsegmente, indem erstere gleich bei ihrem Auftreten hohl erscheinen und schon bei der Loupenbetrachtung eine dichtere Wand von einem lockeren Centrum unterscheiden lassen. Solche gleich anfangs hohle Segmente entstehen n i c h t im Bereiche des Kopftheils. Die Bildung der Urwirbel schreitet bei der Forelle von vorn nach hinten fort. Aber ich muss ausdrücklich hervorheben, dass hierin kein für alle Teleosteer geltendes Gesetz liegt, denn beim Hecht, bei Gasterosteus, bei Abramis brama u. A. erfolgt die Begrenzung der ersten Urwirbel mehr in der Mitte der Rumpfregion und es erstreckt sich die Segmentirung sowohl nach hinten, wie nach vorn weiter. Die Urwirbel erscheinen als rectanguläre, allseitig begrenzte Portionen, die laterale Abgrenzung gegen die Seitenplatten ist von vornherein da.

Innerhalb der nächsten 12 Stunden vollendete sich bei den meisten Eiern beider Portionen die Umwachsung des Dotters. Mit der zunehmenden Verengerung des Blastotrema verkleinert sich natürlich zugleich der Umfang des denselben umschliessenden Randwulstes und die Divergenz

der in den Randwulst ausstrahlenden Sichelhörner nimmt stetig ab (Fig. 14). Nach erfolgtem Verschluss ist von dieser gabeligen Theilung am distalen Ende des Axenstreifs nichts mehr zu sehen, der Streif ist einfach und das Ende beginnt frei vorzuwachsen. Ausnahmslos fand ich, dass bereits einige Zeit vor dem Verschluss des Blastotremas die Schwanzknospe nicht mehr wahrgenommen werden konnte.

Das in Fig. 14 vorliegende Stadium vom 13., 14. Tage zeigt im Vergleich zum nächst vorhergehenden eine Vermehrung der Urwirbel und Veränderungen am Kopftheile. Die Schlängelung des Hirnstranges, die getreu dem Objecte hier wiedergegeben wurde, fällt besonders auf. Ich sehe dieselbe, wie das gleiche Phänomen, das früher am Axenstreif zu beobachten war, als eine Wachsthumserscheinung an. Der Strang wächst wahrscheinlich durch rapide Zellenvermehrung zeitweilig besonders intensiv und streckt sich rascher, als der Ausdehnung des Blastoderms entspricht, das Wachsthum findet am anliegenden Blastoderm Widerstände und diese bedingen die Schlängelung. In der nächsten Zeit verschwindet jede Grenze zwischen dem Hirnstrange und dem Axenstreif, das Hirn wird hohl, die Schlängelung tritt nicht mehr auf, das Nervenrohr verbreitert sich und es beginnt die Verdickung seiner Wand.

Die Augenanlagen sind etwas gewachsen, sonst unverändert, dagegen hat die Anlage der Schlundsegmente eine Gestalt erlangt, die Oellacher[1] veranlasst hat, in derselben das Gehörbläschen zu sehen. Die Gesammtanlage dieser Segmente zeigt gestreckte Bohnenform, wobei die Convexität gegen die Körperaxe gerichtet ist, drei Segmente sind deutlich zu unterscheiden und zwar erscheint jedes derselben hohl. Doch ergaben Durchschnitte, dass es sich mit diesen Höhlen verhält, wie bei den Urwirbeln, es sind nicht leere Hohlräume, vielmehr findet man eine epithelial geordnete Rinde cylindrischer Zellen, während in der Mitte wenige Zellen locker gelagert sind.

Vergegenwärtigt man sich, dass zunächst nur ein Paar rundlicher Höcker die Anlage der Schlundsegmente bildet (Fig. 12), dass dann, nachdem das erste Paar von dem Axenstreif cranialwärts abgerückt ist, ein zweites Paar dahinter auftritt (Fig. 13), so wirft sich die Frage auf, wie die in Fig. 14 vorliegende Anlage mit drei Segmentpaaren entstanden ist, ob noch ein drittes Paar am vordern Ende des Axenstreifs auftrat, ob eines der früheren sich theilte oder ob die beiden ersten paarigen Anlagen sich vereinigten und secundär erst bei dem Hohlwerden die dreifache Gliederung sich ergab. Ich kann darüber nicht ganz sichere Auskunft geben, aber bei Vergleichung von 24 Eiern aus diesem Zeitpunkte erschien

[1] Oellacher, a. a. O. Taf. I, Fig. 13 *pO*.




es als das Wahrscheinlichere, dass das dritte (hinterste) Segment sich unabhängig von den beiden vordern am cranialen Ende des Axenstreifs bilde. Die drei ersten Paare zuerst entstandener Schlundsegmente vergrössern sich durch Wachsthum, rücken dadurch näher an einander, und gewähren dann das Aussehen, wie es in Fig. 14 und 15 vorliegt. Ich habe einige Objecte gehabt, an denen die beiden vordern Paare schon dicht an einander lagen, das hinterste noch etwas davon abstand.

Das Blastotrema blieb bei den Eiern, die ich untersuchte, in der Regel nicht bis zuletzt kreisförmig, sondern in der Mehrzahl der Fälle sah ich es schliesslich länglich spindelförmig, wie in Fig. 14. Die Schliessung erfolgte dann in einer Linie, die mit der Axe des Embryo zusammenfällt. C. K. Hoffmann[1] hat bereits auf diese Formänderung des Blastotrema hingewiesen, die aber bei seinen Objecten nicht so häufig erschien, als den meinigen. Bei der Schliessung des Blastotrema rückt der ringförmige Randwulst zu einer Scheibe zusammen, in welche die bereits früher verstrichene „Schwanzknospe“ und die Sichelhörner mit einbezogen sind.

Die scharfe Umgrenzung der vermeintlichen „Schwanzknospe“ in frühern Stadien und das Verstreichen derselben um die Zeit, wo das Blastotrema sich dem Schlusse nähert, also bevor noch das Schwanzende irgend gebildet ist, sind Erscheinungen, die mit der Anschauung nicht im Einklang stehe, dass dieser Hügel irgend eine präformirte Anlage des Embryo repräsentire. Ueberhaupt wäre es unerklärlich, wie vor allem Andern, ja, man kann sagen, als erste Bildung des Blastoderms, eine Anlage des Schwanzes erscheinen könne.

In die Anlage des Schwanzes drängen sich sämmtliche Elemente des auf eine Scheibe reducirten Randwulstes zusammen, insbesondere auch die Sichelhörner, die zweifellos zum Mesoderm gehören und die Verschlussstelle des Blastotrema kommt in der Regel am äussersten Ende des rundlichen Knopfes zu liegen, der die Schwanzanlage darstellt. Bisweilen sah ich diese Verschlussstelle dorsal von der Axe des Schwanzes gelagert und habe ein solches Verhältniss am Embryo eines Stichlings abgebildet.[2] Jedenfalls kann man die bei der Forelle und beim Lachs so früh und so deutlich umgrenzt am dorsalen Rande des Blastotrema auftretende „Schwanzknospe“, nach Oellacher, „Randknospe“ nach His nicht ausschliesslich als erste Anlage des Schwanzes ansehen und es könnte sich nur darum handeln, ob sie einem speciellen Theile des Schwanzes entspräche, etwa der Anlage vom Schwanztheil des Rückenmarkes, allein auch dagegen spricht das Ver-

---

[1] Zur Ontogenie der Knochenfische. Fortsetzung in *Natuurk. Verh. d. k. Akad. van Wetensch. te Amsterdam.* 1882. S. 4.

[2] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. II. Taf. XXIV, Fig. 1.

streichen der Bildung vor dem Zeitpunkte, wo der Schluss des Blastotrema erfolgt, also bedeutend früher, ehe der Schwanz als rundliche Prominenz sich zeigt. An dem hervorwachsenden Schwanze findet sich bekanntlich terminal ein Haufen dicht zusammengelagerter rundlicher Bildungszellen, in welchen das Rückenmark und die Chorda ohne Abgrenzung übergehen, welches Verhältniss bis zur völligen Ausbildung des Schwanzes besteht. Diesen endständigen Zellenhaufen habe ich als Endknospe[1] bezeichnet und damals mit der früh am Blastoderm sich zeigenden „Schwanzknospe" nach Oellacher in Beziehung gebracht, was ich gegenwärtig nach genauerer Kenntniss des Verhaltens der letzteren bei der Forelle nicht mehr vertreten kann. Die Endknospe geht aus den Elementen der gesammten Scheibe, die sich beim Verschluss des Blastotrema aus dem Randwulste bildet, hervor und nicht aus einer enger begrenzten Partie des Blastodermrandes.

Für jene begrenzte Formation am dorsalen Rande des Blastoderms erscheint mir nunmehr die von His gewählte Bezeichnung „Randknospe" passender, wenn ich auch keinen Grund finde, in derselben eine Knospe, d. h. eine zu weiterer Entwickelung bestimmte Anlage zu sehen. Mit Randhügel wäre das Gebilde wohl am besten benannt.

Ich neige jetzt zu der Ansicht, dass in diesem Randhügel ein Rudiment vorliege, das vielleicht seine Erklärung in dem Abrücken der Invaginationsöffnung vom Blastodermrande findet und als Homologon der Raphe hinter dem Prostoma der Elasmobranchier aufzufassen wäre, also die Herkunft hätte, die Balfour dem Primitivstreif glaubte zuschreiben zu müssen und die vielleicht jenem Streifen am Blastoderm des Huhns zukommt, der in Fig. 22 abgebildet ist.

Während des Schlusses des Blastotrema, also um den 14. bis 15. Tag, schwand an den Forelleneiern, die ich untersuchte, die Grenze zwischen dem Kopftheile und Axenstreif äusserlich wie innerlich. Ausserlich erhob sich der Hirnstrang beträchtlicher und wurde breiter, womit zugleich das Hohlwerden sich verband, innerlich änderte sich in der Region des bisherigen Axenstreifs die Ordnung der Zellen, es verschwand die mediane Berührungsfläche der Platten des Axenstreifs, indem Zellen von einer Seite zur anderen hinüberwuchsen. Die symmetrische Ordnung am Axenstreif ist also keine bleibende, die beiden Platten derselben entsprechen nicht den späteren Seitenhälften des Rückenmarkes, der Centralcanal entsteht nicht durch Auseinanderweichen dieser beiden Platten an der medianen Berührungsfläche, sondern Rückenmark und Centralcanal sind Neubildungen. An Stelle des Axenstreifs entsteht der zuerst massive Strang des Rücken-

[1] *Laichen und Entwickelung des Ostseeherings.* S. 214.

markes in unmittelbarem Anschlusse an den Hirnstrang des Kopftheiles und der im Hirn gebildete Canal setzt sich allmählich in's Rückenmark fort. Wie diese Umwandlung im Speciellen sich vollzieht und welche andere Bildungen aus dem Axenstreif ihren Ursprung nehmen, wird bei Besprechung der Querschnitte erörtert werden.

Bei der Bildung des Centralcanals erscheinen im Hirntheil häufig vorübergehende ventrikelartige Erweiterungen, die den definitiven nicht entsprechen; die definitiven Abtheilungen des Hirns habe ich an beiden Portionen nicht vor dem 19. Tage bestimmt begrenzt gesehen.

So erscheint in Fig. 15 eine Gliederung des Hirns durch zwei ventrikelartige quere Erweiterungen, von denen die vordere der Stelle entspricht, wo das Cerebellum sich bildet, die hintere Erweiterung ungefähr mit der Grenze von Hirn und Rückenmark coïncidirt. Zwischen diesen beiden Punkten wird das Nervenrohr durch die bohnenförmige Anlage der Schlundsegmente einwärts gedrängt. Das Rückenmark ist hier bereits in voller Länge angelegt und bis in die Nähe des hinteren Endes hohl. Die gesammte Embryonalanlage hat sich mehr über die Fläche des Eies erhoben in Folge dessen haben die Urwirbel sich mehr aufrecht gestellt und sind bei der Ansicht von oben nicht in voller Ausdehnung zu übersehen.

Das nächste Stadium, das ich hier zur Darstellung bringe, stammt vom 17. Tage der Bebrütung und zeigt Fortschritte in der Gliederung des Hirns (Fig. 16). Vor der ersten ventrikelartigen queren Erweiterung des Centralcanals hat sich das Hirn verbreitet und stellt die Anlage des Mittelhirns dar; der zwischen den Augen gelegene vordere schmale Theil des Hirns ist das primäre Vorderhirn, zwischen beiden queren Erweiterungen liegt das Hinterhirn, seitlich davon lagern die Schlundsegmente. — Dieses Stadium bietet insofern ein besonderes Interesse, indem hier zuerst das Gehörbläschen sichtbar wird. Es liegt über dem dritten Schlundsegmente und deckt dasselbe von oben. Die Zahl der Segmente hat sich um ein viertes vermehrt, das hinter den Gehörbläschen sichtbar ist.

Die Schilderung der an der Oberfläche des Blastoderms wahrnehmbaren Bildungsvorgänge beende ich mit dem Hinweise auf Fig. 17, welche Abbildung einem Eie des 19. Tages entnommen ist.

Ich ziehe diese Entwickelungsstufe noch in den Kreis der Betrachtung, um auf eine Erscheinung am Centralnervensystem die Aufmerksamkeit zu lenken, die in der Deutlichkeit, wie hier, nur kurze Zeit zu sehen ist, und, meines Wissens, in der Flächenansicht noch nicht abgebildet wurde.

Den Entwickelungsgrad anlangend, so zeigten die Embryonen vom 19. Tage die Anlage der Riechgruben als in der Mitte verdickte Scheiben, die Linse hing noch durch einen Stiel mit der Epidermis zusammen, vier Schlundsegmente waren vorhanden, die Anlagen der Brustflossen bildeten

konische Hügel, der Schwanz ragte als rundlicher Knopf hervor. Die Urwirbel hatten sich dorsalwärts ausgedehnt und fassten seitlich das Rückenmark ein, die dorsalen und ventralen Abschnitte der Urwirbel waren scharf gegen einander geknickt, die Höhlungen derselben waren in den dorsalen Abschnitten undeutlich, meist nicht zu sehen, in den ventralen dagegen noch wahrnehmbar. Das Gehörbläschen war etwas weiter nach vorn gerückt, als in dem zuletzt besprochenen Stadium, es lag über dem hyobranchialen Spalte.

Das Hirn zeigt deutlich vier Abtheilungen, das schmale Vorderhirn geht ohne bestimmte Grenze in das breite Mittelhirn über, letzteres setzt sich durch eine tiefe Einschnürung von der leistenförmigen Anlage des Cerebellum ab, während in Fig. 16 diese Einschnürung eben beginnt. Die Medulla oblongata — und hierauf wollte ich speciell hinweisen — erscheint bestimmt gegliedert. Man kann mit Sicherheit fünf Segmente zählen, die alle in der sagittalen Richtung dieselbe Ausdehnung haben. Das vorderste Segment folgt unmittelbar auf die Anlage des Cerebellum, die hintere Grenze des fünften Segments fällt — in diesem Zeitpunkte — annähernd in eine Querebene mit dem hinteren Ende des Gehörbläschens.

Die Mehrzahl der Embryonen des 19. Tages zeigte diese Erscheinung in wünschenswerther Deutlichkeit. Die Fünfzahl der Segmente war constant, caudalwärts setzte sich diese Gliederung, soweit man äusserlich sehen konnte, nicht fort. Am folgenden Tage bereits, am 20., waren die Segmente an den intacten Embryonen nicht mehr scharf zu sehen, aber Horizontal-, wie Sagittalschnitte wiesen dieselben nach.

Während diese Forellenembryonen die Gliederung nur in beschränkter Region wahrnehmen liessen, sah ich bei Stichlingsembryonen in der correspondirenden Entwickelungsstufe dieselbe Erscheinung in grösserer Ausdehnung. Auch da zählte ich im Bereich der Medulla oblongata fünf Segmente, aber die Segmentirung schritt sowohl nach vorn, wie nach hinten weiter fort; nach vorn liess sich dieselbe unter dem Cerebellum am Boden des Nervenrohres bis in das Mittelhirn hinein verfolgen und hinter dem fünften Segment der Medulla oblongata liessen sich noch vier weitere Segmente zählen, dann verlor sich die Abgrenzung.

Das Bild der Fig. 17 könnte den Anschein erwecken, als beschränkte sich die Segmentirung auf die Seitentheile der Decke. Das ist keineswegs der Fall, die Decke ist vielmehr in ganzer Breite gleichmässig dünn und nicht segmentirt. Durch die sehr dünne Decke hindurch erblickt man vielmehr die verdickten Seitenwände des Bodens und diese enthalten die durch Spalten von einander abgegrenzten Segmente.

Auf die Fünfzahl lege ich, für einen gewissen Zeitpunkt Gewicht, da dieselbe Zahl von Segmenten sich auch bei dem Embryo einer Maus in

sagittalen Schnitten durch die Medulla oblongata nachweisen liess, und bei einem menschlichen Embryo von ca. drei Wochen durch die dünne Decke derselben Region hindurch wahrgenommen wurde, also allgemeinere Geltung hat. Ueber die Bedeutung dieser Segmente kann nicht früher etwas gesagt werden, als bis die Beziehungen derselben zu den Nerven klar gelegt sind. Hier wollte ich nur gelegentlich die Thatsache dieser regelmässigen Gliederung an sich erwähnen.

Eine Segmentirung am Boden der Medulla oblongata, die in das Mittelhirn sich hineinerstreckt, zeigt auch der Sagittallschnitt durch einen zehntägigen Kaninchenembryo, den Kölliker abbildet (*Entwickelungsgeschichte.* 2. Aufl. Fig. 532. S. 870) und Andeutungen davon gewahrt man in der Abbildung eines Sagittalschnittes durch ein Hühnchen vom Ende des dritten Tages, die Albert Seessel giebt (*Arch. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte.* Jahrg. 1877. Taf. XXI. Fig. 2).

Ganz besonders scharf zeichnet Dursy in dem Bilde eines Medianschnittes durch den Kopf eines $6^1/_2$ mm langen Rindsembryo eine Reihe von Querwülsten an der Seitenwand des Nachhirns, zwischen denen tiefe Nischen sichtbar sind. Ich zähle in dieser Zeichnung fünf deutlich ausgeprägte Wülste und einen hintersten sechsten, der nicht so bestimmt hervortritt. (*Atlas zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes.* Taf. III, Fig. 15.)

(Fortsetzung folgt.)

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Abbildungen haben folgende Bezeichnungen Geltung:

Al Allantois.
Ax Axenstreif.
B Blastoderm.
Bt Blastotrema.
cb Cerebellum.
ch Chorda.
E Embyronalanlage.
f Brustflosse.
g Gehörblase.
h Hirnstrang.
hh Hinterhirn.
mh Mittelhirn.
N Nahrungsdotter.
o Auge.
P Parablast.
pr Prostoma.
pr' Primitivrinne,
rh Randhügel.
s Embryonalschild.
sb Schlundbogen.
si Sichel.
uw Urwirbel.
vh Vorderhirn.

Fig. 1. Ei von Osmerus eperlanus, in frischem Zustande gezeichnet im optischen Medianschnitt durch die Embryonalanlage.

Die Schicht des Parablast erschien hyalin und schwächer lichtbrechend als der Nahrungsdotter.

Fig. 2. Ei von Leuciscus rutilus, im frischen Zustande gezeichnet im optischen Medianschnitt durch die Embryonalanlage. Umwachsung fast vollendet. 50/1.

Fig. 3. Ei von Abramis Brama, im frischen Zustande gezeichnet, ca. 50/1.

Figg. 4—17 geben auf einander folgende Stadien der Entwickelung des Forelleneies.

Fig. 4. 8. Tag, von der Seite des Keimpols gezeichnet. 15/1.

Fig. 5. 9. Tag. 15/7.

Fig. 6. 9. Tag. 15/1.

Fig. 7. 10. Tag. 15/1.

Fig. 8. 10. Tag. 15/1.

Fig. 9. 11. Tag. 15/1.

Fig. 10. 11. Tag. 15/1.

Fig. 11. 11—12. Tag. 15/1.

Fig. 12. 12. Tag. 15/1.

Fig. 13. 13. Tag. 15/1.

Fig. 14. 13.—14. Tag. 15/1.

Fig. 15. 15.—16. Tag. 15/1.

Fig. 16. 15. Tag. 15/1.

Fig. 17. 19. Tag. 35/1. Der dorsale und ventrale Abschnitt der Urwirbel sind scharf gegen einander geknickt, an den ventralen Abschnitten sieht man noch die Höhle, an den dorsalen nicht. Die Medulla oblongata zeigt, durchschimmerd durch die dünne Decke, an den verdickten Seitentheilen des Bodens fünf Segmente, durch Furchen von einander geschieden.

Fig. 18. Ei vom Hecht. 20/1.

P dickere Schicht des Parablast, dem Blastodermrande vorausgehend.

Fig. 19. Ei vom Hecht. 20/1.

Fig. 20. Ei vom Hecht. 20/1.

Fig. 21. Blastoderm vom Lachs mit der „Medullargrube". Copie nach His.

Fig. 22. Stück eines Blastoderms vom Huhn. Die Area pellucida fehlt. Praeparat des Hrn. A. Böhm.

ec. Ectoderm der intacten Partie des Randes. *Z.* Zellenstrang vom Rande zum Centrum verlaufend.

Ueber Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis.

Von

Dr. H. Strahl
in Marburg.

(Hierzu Taf. III u. IV.)

In einem kürzlich erschienenen Aufsatze (Beiträge zur Entwickelung der Reptilien)[1] war eine Uebersicht über Entwickelungsvorgänge von Lacerta agilis gegeben, welche in die Zeit von Anlage der Kopfscheide bis zum völligen Schluss der Rückenmarksrinne fallen.

Es war in dieser Arbeit auch auf die erste Anlage der Kopfscheide hingewiesen, von welcher eine Anzahl von Längs- und Querschnitten abgebildet sind (a. a. O. Figg. 2, 3, 13, 17). Aus den Durchschnitten ging hervor, dass zu verhältnissmässig später Zeit der Entwickelung sich in der Medianlinie noch kein freies Mesoderm in der Kopfscheide vorfindet, wie denn die Kopfscheide selbst ursprünglich nur aus Ectoderm besteht, dem sich das Entoderm der Kopfkappe von vornherein und auf längere Zeit eng anlegt. (In der Bezeichnung Kopfscheide und Kopfkappe ist die Terminologie Kölliker's gewählt, der mit ersterer Bezeichnung die Ectodermlage, mit letzterer die Entodermlage belegt, welche das Kopfende überkleiden.)

Das Mesoderm wächst peripher zu den beiden Seiten der Embryonalanlage als Gefässhof nach vorn und noch ehe sich die beiden Mesodermplatten von rechts und links einander entgegen wachsen und berühren, senkt sich die Scheide des Vorderendes der Embryonalanlage nach der Dotterseite ein, ohne vorerst freies Mesoderm in sich zu schliessen.

[1] *Dies Archiv.* 1883. S. 1.

In dem Folgenden sollen nun weitere Entwickelungsvorgänge am Kopfende und im Zusammenhang damit die Ausbreitung des Mesoderms in den vorderen Theilen der Keimscheibe, in der vorderen Amnionfalte, die Bildung des Chorion und des falschen Amnion besprochen werden. Eine kurze Uebersicht über diese Verhältnisse ist theilweise schon früher veröffentlicht.[1]

Die Schnittserien wurden nach Einbettung in Paraffin mit dem Altmann'schen Mikrotom angefertigt; es lieferte diese Methode sehr brauchbare Schnitte, doch nicht immer Dauerpräparate, da die Schnitte häufig bei der allmählichen Auflösung des Paraffins zerbröckelten. Doch erhielt man wenigstens für eine Zeit lang brauchbare Präparate.

Ich kann mit der Darstellung der Entwickelungsvorgänge selbst an die Abbildung des Embryo anschliessen, welche ich in der oben citirten Abhandlung (a. a. O. Fig. 1) gegeben habe und muss hier zugleich eine Berichtigung beifügen. Ich habe früher (a. a. O. S. 25) angeführt, dass die Spaltung des Mesoderms, welche in dem über dem Kopf des Embryo gelegenen Theil des Gefässhofes zuerst im Flächenbilde sichtbar wird, dass diese Spaltung am unversehrten Embryo in Gestalt blasenförmiger Hohlräume zu erkennen sei. So leicht nun diese Beobachtung ist, wenn die Spaltung bereits eine gewisse Entfernung der Hautplatte und Darmfaserplatte von einander herbeigeführt hat, so leicht kann dieselbe sich der Beobachtung entziehen, wie weitere Untersuchungen gelehrt haben, wenn die Spaltung im Beginn begriffen ist. Sie geht nämlich vor sich, noch ehe die beiden seitlichen Platten des Gefässhofes über dem gegen den Dotter eingesenkten Kopfende einander erreicht haben und hat sich im Laufe der weiteren Untersuchungen und bei erneuter Betrachtung des dort abgebildeten Embryo herausgestellt, dass auch hier eine Spaltung des Mesoderms bereits vorhanden war. Wie sich in Folge dessen das Bild modificirt, wird weiter unten näher erörtert.

I. Der Gefässhof bildet noch keinen abgeschlossenen Ring. Seine beiden vorderen freien Ränder enthalten einen Mesodermhohlraum.

Die Spaltung des Mesoderm wird, wie erwähnt, im Flächenbild wahrnehmbar in Gestalt zweier blasenförmigen Räume, welche in der Platte des Gefässhofes zwischen Kopfscheide und Kopfkappe auftreten (Fig. 1). Die Embryonen dieser Entwickelungszeit besitzen etwa vier bis sechs Paar Urwirbel. Diese sind jedoch nicht bei allen Exemplaren nach der Erhärtung sichtbar. Sie waren dies auch nicht bei dem für die Figur verwandten

[1] *Zoologischer Anzeiger*. Nr. 129. Januar 1883.

Exemplare und wurden deshalb in dieser nicht angegeben. Die Rückenfurche ist oft noch ganz und immer hinten offen; sie endet nach hinten in eine kurze Gabel, welche die obere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus darstellt. Der Kopftheil des Embryo ist hakenförmig nach der Dotterseite gekrümmt; dieser abwärts gebogene Theil ist von der Kopfscheide überzogen. Dieser schliesst sich eng das Entoderm der Kopfkappe an, wie aus den unten beschriebenen Durchschnitten hervorgeht. Der ganze Embryo ist etwa 1·3 mm lang. Der rundliche Gefässhof erscheint im Flächenbild manchmal als völlig geschlossene Scheibe, ist es aber in Wirklichkeit nicht, da aus Präparaten, wie das abgebildete und aus den Durchschnitten hervorgeht, dass in der Medianlinie noch eine Stelle über dem Kopfende vorhanden ist, bis zu welcher das Mesoderm von den Seiten noch nicht vorgedrungen ist. An dem hinteren und den seitlichen Rändern sind Blutinseln vorhanden.

Die beiden von rechts und links einander entgegenreichenden Ränder des Gefässhofes tragen je einen Hohlraum in sich, der an den meisten erhärteten Embryonen aus dieser Entwickelungszeit im Flächenbild mit Loupenvergrösserung sichtbar ist. Wie weit dagegen die Spaltung des Mesoderm sich von hier aus nach den Seiten und besonders nach hinten erstreckt, ist, wenn auch mit Wahrscheinlichkeit, so doch schwer mit Sicherheit nach dem Flächenbilde anzugeben. Häufig liegen die gespaltenen Mesodermplatten einander eng an, zuweilen scheinen auch auf kleinen Strecken am hinteren Ende des Gefässhofes Spaltungen vorzukommen, welche mit den gleichen vorderen zunächst nicht communiciren.

Ich führe dies an zur Ergänzung meiner früheren Angaben über die Spaltung des Mesoderm, welche durch die unten folgenden Darstellungen ergänzt und vervollständigt werden. Ich nahm früher eine nicht ganz so frühe und vollständige Spaltung des Mesoderm an, wie ich dieselbe jetzt nachweisen kann.

Ausserdem kommen, wie überhaupt individuelle Schwankungen, so besonders in Bezug auf die Spaltung des Mesoderm und die Ausbreitung der Eihüllen ein Verhältniss zur Entwickelung des Embryonalkörpers grosse Abweichungen vor.

Der Zwischenraum zwischen dem peripheren Rande des Gefässhofes und dem Keimwall ist nicht immer gleich, demgemäss auch die Grösse der ganzen Keimscheibe bei den einzelnen Exemplaren verschieden. In den Abbildungen ist, abgesehen von denjenigen, die speciell die Ausdehnung des Gefässhofes illustriren sollen, der Keimwall fortgelassen.

Bereits früher wurde erwähnt, dass für Keimscheiben, wie die oben beschriebene und früher abgebildete eine Ergänzung der Nomenclatur nöthig sein würde. Es erscheint mir am zweckmässigsten, wenn man die Bezeich-

nungen Area opaca und Area pellucida für den Eidechsenembryo überhaupt fallen liesse. Wir würden dann den Ausdruck Gefässhof (vgl. Fig. 4) für denjenigen Theil der Keimscheibe zu brauchen haben, in welchem wir auf dem Durchschnitt Mesoderm vorfinden, welcher Raum sich bei einigermaassen vorgeschrittener Entwickelung deutlich absetzt. Dieser Gefässhof ist in der früheren Zeit der Entwickelung von einem mehr oder minder breiten Ring umgeben, in welchem man auf dem Durchschnitt nur einschichtiges Ectoderm und einschichtiges Entoderm vorfindet und welchen man als „intermediäre Zone" bezeichnen kann. An diese würde sich dann der Keimwall anschliessen.

Geht man mit der Wahl der Bezeichnungen, wie dies eben geschehen ist, von einem Entwickelungszustand aus, den etwa Fig. 4 darstellt, so würde man die gleichen Namen auch für Embryonen anwenden können, wie der früher erwähnte (a. a. O. Fig. 1). Geht man nun noch weiter zurück bis zu einer Zeit, in welcher Mesoderm entweder noch nicht vorhanden ist, oder eben aufzutreten beginnt,[1] so würde man an diesen zu unterscheiden haben einen Keimwall, der den peripheren Rand der Keimscheibe bildet, nach innen von diesem eine Zone, in welcher nur Ectoderm und Entoderm vorhanden ist und die man demnach ebenfalls als intermediäre Zone bezeichnen würde, und diese umgiebt dann eine ovale Scheibe, welche ich mit Kupffer Embryonalschild nennen will.

Weshalb es nicht räthlich erscheint, bei der bisherigen Terminologie zu bleiben, beruht hauptsächlich auf dem Verhalten des Keimwalles zum Gefässhof. Wenn man nämlich, von den frühen Stadien ausgehend, den Keimwall als Area opaca bezeichnet und alles das, was von ihm umschlossen wird, als Area pellucida, so würden sich nun innerhalb der Area pellucida der ganze Gefässhof und die ersten Blutgefässe entwickeln und bekäme man dann bei dem weiteren Verlauf der Entwickelung Stadien (vgl. Fig. 4), in welchen die Area vasculosa von der Area pellucida umschlossen wird. Es erschien am zweckmässigsten, wenn man für den Eidechsenembryo ganz auf die Namen Area pellucida und Area opaca verzichten würde.

Wenn man die Bezeichnungen Area pellucida und opaca für Lacerta überhaupt anwenden wollte, so würde man mit der Auswahl dieser Bezeichnung noch am besten von einer Zeit der Entwickelung ausgehen, von welcher ein Embryo in Fig. 4 dargestellt ist. Es ist hier der Embryo umgeben von einem ovalen Hof, dessen äusserer Rand von Blutinseln eingenommen wird und der nach aussen vom Keimwall noch durch die intermediäre Zone getrennt wird. An dem Hof selbst kann man, ab-

[1] Vergl. meine Arbeit: Ueber die Entwickelung des Canalis myelo-entericus. *Dies Archiv*, 1881. Taf. VI, Fig. 1 und Beiträge zur Entwickelung von L. agilis. *Dies Archiv*, 1882. Taf. XIV, Fig. 1.

gesehen von dem äusseren Rande, der die Blutinseln enthält, ein inneres Feld ohne solche unterscheiden. Dieses letztere würde vielleicht als Area pellucida anzusehen sein und dann der ihn umgebende Kranz von Blutinseln Area opaca genannt werden müssen. Doch setzen diese beiden Höfe sich oft in der Keimscheibe nicht einmal in derselben Weise gegen einander ab, wie dies bei der für die Abbildung gewählten der Fall ist, sondern vielmehr nehmen sie sich als ein einziger Hof aus, in dessen äusseren Rand dann die Blutinseln eingelagert sind.

Man würde, wenn man diese Bezeichnungen wählen will, mit denselben zurückgehen können bis zu Embryonen, bei welchen eben die Anlage der Blutinseln beginnt. Doch scheint es, wie oben gesagt, zweckmässiger, wenn man auf ihre Anwendung ganz verzichtet. Ebenso ist es mit den Bezeichnungen Stammzone und Parietalzone, welche beiden sich hier nicht mit gleicher Deutlichkeit gegen einander absetzen, als beim Vogelembryo.

Wenn man die weitere Entwickelung der intermediären Zone verfolgt, so geht aus früheren und weiter unten mitgetheilten Beobachtungen hervor, dass dieselbe sich bei Lacerta agilis und vivipara als solche erhält, bis das Mesoderm des bis dahin vorhandenen Gefässhofes völlig gespalten ist.

Sodann setzt sich dies Mesoderm vorerst als ungespaltene Platte bis zum Keimwall fort (vgl. etwa Fig. 5), welche letzterer bei L. vivipara früher von dem peripher sich ausbreitenden Mesoderm erreicht wird, als bei L. agilis, da bei dieser die intermediäre Zone im Ganzen viel breiter ist. Wenn das Mesoderm den Keimwall erreicht hat, ist die intermediäre Zone als mesoderm-freier Abschnitt damit geschwunden.

Um nun zur Darstellung der oben beschriebenen Embryonen zurückzukehren, so wurden von solchen Embryonen Längs- und Querschnittserien angefertigt. Man kann bei der Krümmung des Embryo weder Längsschnitte durch den ganzen Embryo anfertigen, noch ununterbrochene Querschnittserien schneiden. Für die Herstellung der Längsschnitte konnte daher nur das vordere Ende benutzt werden, während bei Anfertigung von Querschnittserien durch den ganzen Embryonalkörper auch unter Benutzung des Altmann'schen Apparates immer an der Umbiegungsstelle des Embryo einige Schnitte verloren gingen.

Ich will mit der Schilderung zweier Serien von Längsschnitten beginnen.

Wenn die Schnitte durch das vordere Ende solcher Embryonen wirklich genau sagittal gefallen sind, so dürfen die Medianschnitte solcher Serien, wenn die Rückenfurche noch nicht geschlossen ist, nur den Boden dieser und unter demselben Chorda eventuell Entoderm und ausserdem dann die Kopfscheide und Kopfkappe enthalten. Ein solcher Medianschnitt ist in Fig. 9 abgebildet. Derselbe enthält den Boden der Rückenfurche als

Lage hoher cylindrischer Zellen. Unter diesem liegt dann die längsgetroffene Chorda, welche in ihrem vordersten Abschnitt keinen abgegrenzten Entodermüberzug trägt. Als unmittelbare Fortsetzung der beiden Zelleanlagen nach vorn finden sich die Kopfscheide, nur aus Ectoderm, und dieser anliegend die Kopfkappe, nur aus Entoderm bestehend, vor. Es ist dies ein ähnlicher Durchschnitt, wie ich dieselben früher,[1] abgebildet habe.

Auf den weiter seitlich gelegenen Schnitten der vorliegenden Serie trifft man dann die Seitenwand der Rückenfurche als ziemlich hohe Zellschicht an. Auf diesen Schnitten findet man die erste Andeutung des Mesoderm zwischen Kopfscheide und Kopfkappe. Es findet sich hier ein kleines, von je einer einschichtigen Lage von Zellen gebildetes Dreieck. Es ist dies Dreieck der Durchschnitt des am unversehrten Embryo makroskopisch sichtbaren, in Fig. 1 abgebildeten Hohlraumes.

Je weiter man die Schnitte nach aussen verfolgt, desto grösser wird das Dreieck, bis es nach aussen in eine Platte ungespaltenen Mesoderms übergeht.

Eine zweite Serie von Längsschnitten eines ähnlichen Embryo ist nicht so genau sagittal ausgefallen. Der mittelste Schnitt ist ein wenig schräg und enthält ausser dem Boden der Rückenfurche noch einen kleinen Theil der Seitenwand desselben. Derselbe ist aber immerhin noch so weit sagittal, dass zwischen Kopfscheide und Kopfkappe desselben sich noch kein Mesoderm vorfindet. Es liegen vor und über dem Kopfende nur Ectoderm und Entoderm; das letztere ist eine Fortsetzung des vorderen Ausläufers der Chorda, unter dem eine besondere Entodermlage fehlt.

Auf dem nächsten Schnitt seitlich neben dem beschriebenen findet sich zwischen Kopfscheide und Kopfkappe ebenfalls noch kein Mesoderm vor; wenn man die Schnitte nach rechts und links dann weiter verfolgt, so findet man nach der einen Seite hin auch den zweiten Schnitt noch frei von Mesoderm, während der der anderen bereits den beschriebenen kleinen dreieckigen Hohlraum zeigt. Weiter seitlich findet man dann beiderseits gleichmässig das Dreieck (Fig. 10), das erst noch etwas grösser wird, dann aber peripher in eine Platte von Mesoderm ausläuft (Fig. 11.) Diese Figur enthält zugleich den Durchschnitt durch die intermediäre Zone, die nur aus Ectoderm und Entoderm besteht, bis zum Keimwall, der nach links den Abschluss der Figur bildet. Das Mesoderm enthält nur kleine Hohlräume.

Es möge nun die Beschreibung einer Serie von Querschnitten folgen,

[1] Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. *Dies Archiv.* 1883. S. 1. Taf. I, Fig. 5. Die an dieser Stelle abgebildeten Figg. 3 und 4 haben einen Theil der seitlichen Rückenmarkswand mitgetroffen.

welche von einem Embryo etwa gleicher Entwickelungsstufe angefertigt wurden.

Die ersten Querschnitte treffen den vor dem Kopfende gelegenen Theil der Keimhäute und enthalten nur Ectoderm und Entoderm.

Sodann findet sich bald zwischen beiden auch freies Mesoderm vor. Dasselbe bildet eine doppelte Lage platter Zellen.

Auf dem achten Schnitt der Serie ist das vorderste Ende der Kopfscheide getroffen (Fig 12). Dasselbe liegt frei und ohne Zusammenhang unter der Platte der peripheren Keimhäute und ist in der Figur nur im Umriss wiedergegeben. In dem Blastoderm findet man zwei seitlich von der Mittellinie gelegene platte Spalträume des Mesoderm. In der Mittellinie selbst findet sich nur Ectoderm und Entoderm vor.

Ein ähnliches Bild liefern Schnitt 9 und 10. Das Kopfende, das hier erscheint, wird auf beiden umschlossen von einem, je weiter nach hinten, desto deutlicheren Ring von Ectoderm und Entoderm. Auf Schnitt 11 legt sich das Entoderm, welches den Querschnitt durch das Kopfende umgiebt, an das über ihm liegende Entoderm der peripheren Keimhäute an, an dem Kopftheil selbst fehlen überall scharfe Grenzen der Zellenlagen gegeneinander und ist derselbe deshalb in der Figur nur schraffirt angegeben (Fig. 13). In Schnitt 12 reicht das Entoderm nicht mehr oben über den Kopftheil des Embryo herüber, sondern biegt seitlich in das periphere Entoderm ab. Der Kopf besitzt nur eine allseitig geschlossene Ectodermscheide. Die beiden Mesodermspalten haben sich vergrössert, reichen aber in der Mittellinie nicht an einander heran, sondern finden wir in dieser nur zwei Ectodermlagen über einander vor. Das vorderste Ende eines kurzen Kopfdarmes ist im Schnitt getroffen. In dessen unterer Wand (Fig. 14) findet sich kein freies (gegen Ectoderm und Entoderm abgegrenztes) Mesoderm vor, sondern wird dieselbe von einer Entodermlage und einem hier stark verdickten Hornblatt gebildet, welche Stelle wohl als Umbiegungsstelle der in Fig. 9 abgebildeten Zellenlagen anzusehen ist.

Ein ähnliches Bild liefert Schnitt 13. Auch auf diesem findet sich ein Kopfdarmlumen vor, woraus hervorgeht, dass der Embryo um ein weniges älter ist, als die beiden im Längsschnitt abgebildeten.

Schnitt 14 enthält die Wurzel der Kopfscheide und ebenfalls noch Kopfdarm; auf Schnitt 15 fehlt Beides (Fig. 15). Auf diesem berühren sich in der Mittellinie die beiden Mesodermschlingen auch vermittelst eines feinen Verbindungsfadens. Da diese Verbindungsstelle so schmal ist, dass dieselbe im Flächenbild gar nicht erscheint und selbst auf dem Längsschnitt wohl nur als eine zwischen Ectoderm und Entoderm gelagerte Zelle sichtbar gewesen wäre, so habe ich trotz dieser Abweichung von Flächen-

bild und Längsschnitt die Serie in diesem Abschnitt beschrieben. Es reichen hier die beiden Mesodermabtheilungen schlingenförmig nach unten zwischen Kopfscheide und Entoderm hinein, doch stehen dieselben mit dem Mesoderm der Urwirbelplatten nicht im Zusammenhang. Dieser Zusammenhang ist dann auf den nächstfolgenden Schnitten 16, 17, 18 vorhanden; von Schnitt 19 (Fig. 16) an fällt auf, dass das Mesoderm von den Seiten her nicht mehr so weit nach oben über die Kopfscheide herüber reicht, als früher, sondern hier die beiden Ectodermlagen der Kopfscheide in grösserer Ausdehnung an einander liegen. (Auf das Verhalten der Chorda bei diesen Schnitten gehe ich hier nicht ein und verweise dafür auf die weiter unten beschriebene Serie.)

Auf den dann folgenden Schnitten wird dies Auseinanderweichen der Mesodermschlingen immer ausgeprägter, bis man auf diejenige Stelle kommt, an welcher eine geschlossene Kopfscheide nicht mehr vorhanden ist.

Von den weiter nach hinten gelegenen Schnitten der Serie sei nur gesagt, dass in derselben der Spalt des Mesoderm immer schmaler wird, bis er sich dann so weit verliert, dass höchstens noch kleine Hohlräume innerhalb der sonst ungespaltenen Mesodermplatte erscheinen, aber keine Pleuroperitonealhöhle als solche mehr vorhanden ist.

Eine weitere Serie von Querschnitten war nicht ganz so weit in der Entwickelung des Embryonalkörpers, als die eben beschriebenen, da bei derselben sich noch keine Anlage des Kopfdarmes vorfand. Dagegen war der hakenförmig gegen den Dotter gekrümmte, frei hängende Theil des Kopfendes länger, als bei der letzten Serie. Ausserdem war das Mesoderm der peripheren Keimhäute bereits weiter ausgebreitet, die beiden Mesodermhohlräume berühren sich schon in der Mittellinie und bildet die Darstellung dieser Serie eine gute Ueberleitung zum folgenden Abschnitte.

Die vordersten sechs Schnitte durch den Embryonalkörper enthalten das äusserste Ende einer noch offenen Rückenrinne. Ueber derselben schlagen sich Ectoderm und Entoderm als Kopfscheide und Kopfkappe in die Höhe.

Auf Schnitt 7 und 8 ist ein deutliches freies Mesoderm neben der Rückenfurche vorhanden. Schnitt 9 ist in Fig. 17 abgebildet. (Es ist bei den Figuren 17—20 und 22 der periphere, über dem Kopfende gelegene Theil des Blastoderm fortgelassen.) Der Schnitt zeigt die Rückenfurche, das Ectoderm derselben schlägt sich in die Kopfscheide um. Aussen um dasselbe herum zieht eine Entodermlage, in welcher nach unten die Chorda eingeschaltet erscheint, das Mesoderm fehlt unter der Kopfscheide, ist aber in dem Kopftheile des Embryo vorhanden. Was die Einschaltung der Chorda in das Entoderm anlangt, so stellt die genannte Figur nur ein

unmittelbar in der Entwickelung auf die früher von mir abgebildeten Stadien Folgendes dar.[1]

Ein ähnliches Bild liefern Schnitt 10 und 11. Auf Schnitt 12 erscheint das Mesoderm rechts auch unter der Kopfscheide (Fig. 18). Es geht auf der rechten Seite von der Urwirbelplatte aus eine Schlinge desselben zwischen das Ectoderm und Entoderm hinein. Dieselbe erreicht die Mittellinie nicht ganz und fehlt ausserdem auf der anderen Seite fast vollständig. Die Chorda erscheint seitlich vom Entoderm getrennt, von diesem aber noch nicht unterwachsen.

Ebenso verhalten sich Schnitt 13 und 14. Auf Schnitt 15 erscheint das Mesoderm auch auf der anderen Seite (Fig. 19). Es reicht noch nicht so weit nach oben, wie auf der rechten Seite der Figur, ist aber deutlich schlingenförmig. Die Chorda ist jetzt ganz vom Entoderm getrennt, auch von diesem unterwachsen. Während Schnitt 16 und 17 diesem gleichen, findet sich auf Schnitt 18 nun eine gleichmässig grosse Mesodermschlinge auf beiden Seiten (Fig. 20).

Dasselbe weist Schnitt 19 auf. An Schnitt 20 reicht das Entoderm nicht mehr als geschlossene Lage über den Rücken des Embryo herüber, sondern ist unterbrochen; auf Schnitt 21 geht es von beiden Seiten aus schräg auf die Platte der peripheren Keimhäute über. Auf Schnitt 22 und 23 rücken die beiden Mesodermschlingen einander näher, um sich auf Schnitt 24 zu berühren (Fig. 21). Dieselben bilden so eine doppelte Wand von Zellen, welche die beiden seitlichen Mesodermhohlräume noch von einander trennen. Ebenso verhält sich Schnitt 25. Auf Schnitt 26 findet sich bereits wieder ein Zwischenraum zwischen dem Mesoderm der beiden Seiten und gleichen dann die folgenden Schnitte den oben beschriebenen der früheren Serie (vgl. Figg. 15 und 16).

Dass die beiden seitlichen Mesodermschlingen, wie die Figur 20 dieselben zeigt, sich auch berühren können, ehe, wie in Fig. 21, das Entoderm der Kopfkappe über der Kopfscheide fehlt, lehrt eine Querschnittserie des gleichen Stadiums, welche mit der eben beschriebenen sonst grosse Aehnlichkeit hat und von welcher nur der hierher gehörige Schnitt berücksichtigt werden soll.

Derselbe ist in Fig. 22 abgebildet. Es bildet hier das Entoderm noch eine geschlossene Lage über dem Embryonalkörper; desgleichen auch das Ectoderm und zwischen ihnen reicht von beiden Seiten her das Mesoderm als Schlinge bis zur Mittellinie in die Höhe. Bei starker Vergrösserung bemerkt man, dass von den äussersten Mesodermzellen der linken Seite noch Verbindungsfäden nach rechts herüber reichen, so dass man an

[1] Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. *Dies Archiv*. 1883. Fig. 17.



solchen Präparaten eine doppelte Scheide annehmen kann, welche sich über dem Kopfende befindet. Dieselbe würde einmal aus dem Ectoderm bestehen, dem sich die eine Platte des Mesoderm anschlösse, und andererseits aus dem Entoderm, mit welchem dann die äussere Mesodermlage zusammengehörte.

Bereits aus der einen der beschriebenen Serien ging hervor (Fig. 19), dass das Mesoderm nicht zu beiden Seiten des Kopfes stets gleich weit vordringt. Es würde jedoch hierfür der Beweis nicht allein auf den Durchschnitten beruhen dürfen, da man alsdann würde einwenden können, dass die Querschnitte schief gelegt sein könnten.

Man kann aber auch am ganzen Embryo nach dieser Hinsicht die Ausbreitung des Mesoderm verfolgen. Man findet, dass bei der weiteren Entwickelung sich die beiden kleinen Hohlräume über dem Kopf vergrössern und diese Vergrösserung geht nicht gleichmässig vor sich, sondern es kann die Schlinge nach einer Seite weiter vorrücken, als nach der anderen; man kann diese Ungleichheit, wenn sie vorhanden, mit Loupenvergrösserung deutlich wahrnehmen.

Von den Durchschnitten einer Querschnittserie eines solchen Embryo gleichen die ersten Schnitte durch das Kopfende sehr den eben beschriebenen.

Während die ersten Durchschnitte oberhalb des Kopfendes einen Ueberzug nur von Ectoderm und Entoderm besitzen, tritt bald auf der einen Seite auch eine kurze Mesodermschlinge auf. Dann folgen fünf Querschnitte, an welchen nur auf der einen Seite sich Mesoderm in der Kopfscheide vorfindet. Von diesen Durchschnitten ist einer in Fig. 23 abgebildet. Das Ectoderm der Kopfscheide bildet einen geschlossenen Halbring von Zellen. Das Entoderm reicht in der Figur von rechts her bis etwa zur Mittellinie in die Höhe; zwischen Ectoderm und Entoderm befindet sich an dieser Seite kein Mesoderm. Auf der anderen Seite dagegen biegt das Entoderm seitlich ab und findet sich zwischen ihm und dem Ectoderm ein ziemlich grosser Zwischenraum, der vom Mesoderm innen ausgekleidet wird.

Erst auf den weiter folgenden Schnitten tritt dann auch auf der anderen Seite Mesoderm auf und bieten die Schnitte dann nichts Abweichendes.

Vergleicht man nun, was sich aus den bis dahin beschriebenen Präparaten für die Spaltung des Mesoderm ergiebt, so liess die Betrachtung der ganzen Keimscheiben erkennen, dass die Spaltung in dem Mesoderm des Gefässhofes in denjenigen Abschnitten desselben zuerst makroskopisch sichtbar wird, welche über dem hakenförmig nach unten gegen den Dotter gekrümmten Kopfende gelegen ist.

Es tritt bei dem Embryo von L. agilis und vivipara, wie auch schon

Kupffer beobachtete, diese Krümmung des Kopfendes gegen den Dotter auf einer relativ frühen Stufe der Entwickelung ein. Nun mag der Grad dieser Krümmung wohl auch von der Erhärtung des Embryo abhängig sein, wie er überhaupt nicht bei allen Embryonen ganz gleichmässig ist, doch kann die Krümmung selbst kein Kunstproduct sein, da dieselbe ja dazu führt, dass der ganze vordere Theil des Embryo ausser directen seitlichen Zusammenhang mit den peripheren Keimhäuten kommt.

Diese erste Einsenkung des Kopfendes nach unten kommt zu Stande zu einer Zeit der Entwickelung, zu welcher vor dem Kopfende noch kein Mesoderm in dem Blastoderm vorhanden ist; in Folge dessen findet sich in dem Kopfüberzug eine Mesodermlage vorläufig auch nicht vor, sondern die Ausbreitung des Mesoderm geht zunächst in der Fläche so weiter, dass es von den beiden Seiten sich über den nach unten gekrümmten Kopftheil entgegenwächst, ohne in die Kopfscheide, wenigstens deren vorderen Theil, hineinzureichen.

Im Flächenbild bemerkt man, wie oben bemerkt, jetzt, dass oberhalb des Kopfendes des Embryo innerhalb des Blastoderm zwei kleine Hohlräume sichtbar werden, welche bis zu dem hinteren freien Rande der Kopfscheide reichen und später so nahe aneinanderrücken, dass sie nur durch ein am unversehrten Embryo bereits wahrnehmbares Septum von einander getrennt werden.

Die Längsschnitte beweisen ebenso wie die Querschnitte, dass in der Medianlinie noch kein Mesoderm vorhanden ist, weder in der Kopfscheide selbst, noch in der Fläche des Blastoderm vor dem Kopfende (vgl. Fig. 9). Die weiter seitlich gelegenen Schnitte zeigen dann den Durchschnitt durch das gespaltene Mesoderm. Dasselbe erscheint als kleines Dreieck in dem Winkel, den am freien Rande der Kopfscheide sowohl Ectoderm als Entoderm machen, um aus der Kopfscheide in die Fläche der peripheren Keimhäute überzugehen. Das Dreieck, welches man an dieser Stelle auf dem Durchschnitt wahrnimmt, würde also der Durchschnitt durch die Pleuroperitonealhöhle, d. h. durch den Zwischenraum zwischen den Platten des gespaltenen Mesoderm sein. Man muss demgemäss diejenigen beiden Seiten des Dreiecks, welche dem Ectoderm anliegen, als Hautplatte bezeichnen, während die dritte, dem Entoderm anliegende, die Darmfaserplatte wäre.

Den Bildern der Längsschnitte entsprechen durchaus die der Querschnitte. Vergleicht man die Figuren 17—19, so ergiebt sich, dass in den vorderen Abschnitten der Ueberzug der Keimhäute über den Kopf noch von Ectoderm und Entoderm allein gebildet wird, während weiter nach hinten Mesoderm in derselben vorhanden ist.

Es breitet an diesen Stellen das Mesoderm sich schon gespalten und zwar schlingenförmig am freien Rand zusammenhängend aus.

4*



Wenn die beiden Schlingen des Mesoderm, von den Seiten einander entgegenwachsend, sich berühren, so lange noch Entoderm über der Kopfscheide vorhanden ist (vgl. Fig. 22), so würde man in solchem Fall eine doppelte Scheide über dem Kopfende finden, deren innere Lage aus Ectoderm und Hautplatte, also der definitiven Amnionfalte besteht, während die äussere von der Darmfaserplatte und dem Entoderm gebildet wird. Zugleich mit der zunehmenden Ausbreitung des Mesoderm und der damit Hand in Hand gehenden Vergrösserung der Pleuroperitonealhöhle findet dann ein allmähliches Zurückweichen des Entoderm über der Kopfscheide statt.

Wie das Mesoderm nach vorn wächst und besonders wie es in dieser Zeit der Entwickelung zwischen Kopfscheide und Kopfkappe, welche über dem Rücken einander anliegen, sich ausbreitet, ergeben die Querschnittserien, von denen die Figg. 17—20 Abbildungen zeigen.

Man muss annehmen, dass der Embryo, von welchem diese Serie angefertigt wurde, etwas jünger ist, als derjenige, von welchem die Querschnitte Figg. 12—17 herrühren, da bei diesem bereits ein wenn auch kurzer Kopfdarm angelegt ist, der bei der ersteren Serie noch fehlt. Wenn nun bei dieser dann bereits auf einer kurzen Strecke die beiden Mesodermhohlräume einander berühren, was dieselben bei jener nur an einer einzigen Stelle thun, so geht daraus hervor, dass die Ausbreitung des Mesoderm im Gefässhof nicht bei allen Embryonen der gleichen Entwickelungszeit gleich weit vorgeschritten ist

Die Figg. 17—20 lehren nun, dass an derjenigen Stelle, welche aus der Fläche des Blastoderm nach unten hakenförmig abgebogen ist, das Mesoderm von den Urwirbelplatten aus bereits in Haut und Darmfaserplatte gespalten, gleichsam schlingenförmig zwischen Kopfscheide und Kopfkappe hineinwächst. Dieser Wachsthumsvorgang geht in der Richtung von hinten nach vorn vor sich, da man denselben in den Querschnittserien je weiter nach hinten desto ausgeprägter vorfindet. Sodann wird ebenfalls in der Richtung von hinten nach vorn eine Vereinigung dieser kleinen aus den Urwirbelplatten hervorgewachsenen Mesodermschlingen mit dem Mesoderm des Gefässhofes stattfinden und sind daher Bilder wie etwa Fig. 16 als spätere Entwickelungsvorgänge an derselben Stelle aufzufassen, an der früher der Durchschnitt Bilder wie Figg. 17, 18, 19, 20 ergab. Daraus, dass bei dieser Serie die beiden Mesodermhohlräume schon vereinigt sind, während bei der anderen diese Vereinigung eben beginnt, geht nur hervor, dass dieser Vorgang zu verschiedenen Zeiten der Entwickelung eintreten kann.

Die Schlingen des Mesoderm, welche in Fig. 16 von oben zwischen Ectoderm und Entoderm hineinreichen, ohne mit den Urwirbelplatten im Zusammenhange zu stehen, haben eine andere Bedeutung. Dieselbe wird weiter unten genauer erörtert.

II. Die beiden vorderen freien Ränder des Gefässhofes haben sich durch Aneinanderlegen der Mesodermhohlräume vereinigt.

Die im Flächenbilde wahrnehmbaren, oben genauer beschriebenen kleinen Hohlräume oberhalb des Kopfendes des Embryo beginnen nunmehr in der Richtung nach den Seiten und nach hinten sich auszubreiten und in der Mittellinie sich zu vereinigen. Der letztere Umstand ging auch schon aus einem Theil der im vorigen Abschnitt beschriebenen Durchschnitte hervor, nur war derselbe dort am unversehrten Embryo noch nicht wahrnehmbar, während dies jetzt der Fall ist. Der ganze Embryo (Fig. 2) ist etwas länger als der von Fig. 1. Das hintere Körperende liegt völlig in der Fläche der übrigen Keimhäute; aber etwa in der Mitte des Embryonalkörpers beginnt das vordere Ende desselben sich nach der Dotterseite umzubiegen. Bis zu der Stelle, an welcher diese Umbiegung stattfindet, reicht von vorn her der Rand der Kopfscheide, so dass gewissermaassen das spätere Chorion in einer Fläche mit dem nach hinten anschliessenden hinteren Körperende liegt, während das Kopfende schräg nach vorn und unten weiterreicht.

Während an dem hinteren Körperende das Medullarrohr eben geschlossen ist (an einzelnen Embryonen sonst gleicher Entwickelungszeit kann es noch offen stehen), hat an dem vorderen der Schluss bereits früher stattgefunden, doch endet das Rohr nach vorn noch offen. Ein kurzer Kopfdarm ist angelegt. Die Zahl der Urwirbel konnte ich nur annähernd bestimmen (anfänglich 5—6 Paar, dann mehr). Die Allantois beginnt sich am hinteren Körperende als verdickte Stelle hinter dem Endwulst kenntlich zu machen.

Das vordere Ende des Embryo ist nun nicht nur zur horizontalen Fläche des Embryonalkörpers abgebogen, sondern ausserdem zur Längsaxe. Die letztere Biegung steht in Beziehung zu der Umlagerung des Embryo auf die linke Seite, welche an dem vorderen Körperende beginnt. Es macht es dieser Umstand denn auch unmöglich, zu dieser Zeit genau mediane Längsschnitte durch die ganze vordere Körperhälfte, schwierig solche auch nur durch die Spitze des Embryo zu gewinnen.

Der Gefässhof ist im allgemeinen nur wenig grösser, als in dem oben beschriebenen Stadium, setzt sich aber in dem Flächenbilde deutlicher ab, als früher, und man kann in den nach hinten und seitlich gelegenen Theilen Blutinseln unterscheiden. Er wird umgeben von einer nicht immer gleich breiten intermediären Zone, in der er nicht nur central, sondern mehr oder minder excentrisch liegen kann, und an diese schliesst sich dann nach aussen der Keimwall.

Wie eben bereits angeführt, ist schon im Flächenbilde wahrnehmbar, dass innerhalb des Mesoderm die Spaltung desselben weiter nach den Seiten und nach hinten vorgeschritten ist (gerade an dem abgebildeten Exemplar ist der Unterschied in der Ausdehnung der Hohlräume gegen Fig. 1 noch nicht gross). Wo man früher zuweilen nur mit Mühe zwei kleine Hohlräume entdecken konnte, bemerkt man jetzt zwei deutliche, nicht zu übersehende Blasen. Dieselben liegen oberhalb des nach unten abgebogenen Kopfendes und füllen den Raum über diesem bis zu dem Rande der vorderen Amnionfalte aus. Die Blasen sind nicht immer gleich gross, reichen je nach dem sonstigen Entwickelungszustand verschieden weit nach hinten und bei günstigen Exemplaren bemerkt man zwischen denselben ein deutliches sie trennendes Septum. Nach vorn reicht der Zusammenhang der Blasen nicht immer bis zum äusseren Rande des Gefässhofes, sondern weichen dieselben hier dann etwas auseinander, einen schmalen nach hinten spitz zulaufenden freien Raum zwischen sich lassend. Von der Dotterfläche her bemerkt man die Blasen ebenfalls; der in Fig. 3 abgebildete Embryo lässt dieselben erkennen, derselbe ist nach einem anderen, der vorigen Figur etwa gleichaltrigen Exemplar gezeichnet, das nur in der Körpergrösse etwas hinter jenem zurücksteht. Sie umgeben das nach unten gelegene Kopfende des Embryo und lassen vorn ein Spitzchen des Kopfendes frei, welches aus dem umgebenden Gewebe wie aus einer Umhüllung heraussieht, und dessen Ueberzug, wie aus den gleich zu beschreibenden Durchschnitten hervorgeht, kein Mesoderm in sich schliesst.

Wie weit in den weiter nach hinten gelegenen Theilen eine Spaltung des Mesoderm bereits eingetreten ist, lässt sich im Flächenbilde nicht sicher unterscheiden, da die Flächen noch dicht aneinander gelagert sein können und durch zahlreiche Verbindungsstellen eine weitere Entfernung derselben voneinander nicht ermöglicht ist.

Aus einer Serie von Längsschnitten durch das vordere Ende eines solchen Embryo sei mit der Darstellung desjenigen Schnittes begonnen, welcher die Spitze des Embryo sagittal getroffen hat.

Der Schnitt (Fig. 32) zeigt das längsgetroffene, nach oben geschlossene Centralnervenrohr; weiter hinter diesem in den durch den Schnitt schräg getroffenen und in der Figur nicht ausgeführten Theilen Urwirbel und endlich noch weiter nach hinten das Mesoderm aussen von den Urwirbeln. Gegen dieses biegt sich der Urwirbeltheil in einem Winkel nach abwärts, dadurch die Neigung des Kopfendes gegen die Fläche auch auf dem Durchschnitt anzeigend.

Unterhalb des vordersten Endes des Markrohrs findet sich ein kurzer nischenförmiger Kopfdarm. Die untere Wand desselben besteht aus zwei hohen Zellschichten; die eine derselben ist die Fortsetzung des Bodens des

Markrohrs, welches an seiner Spitze eine kurze vorstehende Falte schlägt, die zweite die Fortsetzung der Chorda nach vorn, unter der eine besondere Entodermlage an der Spitze fehlt. Nur wenig weiter nach hinten ist eine solche Entodermlage dagegen vorhanden.

An dem freien hinteren Rande des Kopfdarms weichen beide Zellenlagen etwas von einander, werden ziemlich schnell niedrig und schlagen sich nun als zwei einzellige Schichten nach vorn und oben in die Höhe, um als Kopfscheide und Kopfkappe den vorderen Theil der Embryonalanlage zu bedecken.

Diese also nur aus Ectoderm und Entoderm bestehende Scheide geht nach oben über den Kopf in die Höhe bis zu einer Stelle, welche etwa dem vorderen Ende des Kopfdarmes entspricht; hier trennen sich die beiden Lagen von einander; während die Ectodermlage dem Embryonalkörper unmittelbar anliegend bis zu der Fläche des Blastoderm emporsteigt, dann nach vorn umbiegt, trennt sich die Entodermlage von ihr und schlägt sich sogleich an dieser Stelle zuerst schräg nach oben und hinten, dann umbiegend ebenfalls nach vorn, um sich hier der Ectodermlage wieder eng anzuschliessen. Hierdurch bleibt zwischen Ectoderm und Entoderm eine Lücke, welche annähernd die Form eines Dreiecks hat, von dem zwei Seiten vom Ectoderm gebildet werden, die dritte vom Entoderm. Dieses Dreieck nun wird von einem Ring von Zellen ausgefüllt, der seinen Wänden unmittelbar anliegt und das Mesoderm der vorderen Amnionfalte, die innere Auskleidung der makroskopisch sichtbaren Blasen liefert. Ein Strang von Zellen, der mitten in die Höhle hineinragt und in der Figur nicht angegeben ist, gehört wohl dem Septum an, welches den rechten vom linken Hohlraum trennt.

Ein Vergleich mit Fig. 10 lehrt, dass der ganze Hohlraum nur die Vergrösserung des in dieser dargestellten kleinen Dreiecks innerhalb der Kopfscheide ist, das sich jetzt bis in die Mittellinie hin fortsetzt.

Der neben dem eben beschriebenen Durchschnitt liegende ergänzt diesen noch mehr; er enthält ein nahezu vollständiges Septum in der Höhle, ausserdem liegt in demjenigen Theil des Mesoderm, der dem Entoderm anliegt, ein Durchschnitt einer Gefässanlage.

Noch weiter nach aussen verkleinern sich dann die Hohlräume an der Kopfscheide und es tritt das Mesoderm derselben nach hinten in Zusammenhang mit dem Mesoderm des Embryonalkörpers. Nach vorn schiebt sich dann stellenweise auch vor dem Spaltraum noch ein Stück ungespaltenes Mesoderm zwischen Ectoderm und Entoderm ein.

Es möge sich hieran anschliessen die Schilderung einer Serie von Querschnitten; der Embryo bot im ganzen äusserlich das oben beschriebene Bild; es ist, wie aus den Durchschnitten hervorgeht, die Spaltung des Meso-



derm bereits weit vorgeschritten. Man nahm die Hohlräume oberhalb des Kopfes deutlich wahr. Der Embryo war ziemlich stark gekrümmt und das Kopfende schon gänzlich auf die linke Seite gelegt. Dabei legt sich denn, wie auch Fig. 3 zeigt, der linke Mesodermhohlraum gleichsam auf die untere Seite des Embryonalkörpers.

Die Durchschnitte dieser Serie sollen beschrieben werden wie dieselben in der Richtung von hinten nach vorn auf einander folgen wenn man denjenigen Schnitt als 1 annimmt, welcher den letzten Durchschnitt durch einen nach unten offenen Vorderdarm aufweist und auf den dann nach vorn die Durchschnitte durch den schon geschlossenen Vorderdarm folgen. Dieser Schnitt zeigt bei geschlossenem Rückenmark unter diesem eine kleine ovale Chorda, welche allseitig scharf abgegrenzt ist. Das Amnion ist geschlossen und zwar bildet die Ectodermlage desselben einen zusammenhängenden einfachen Ring von Zellen, während die Hautplatte sich in einem kurzen Fortsatz von Zellen verlängert, welcher an der obersten Stelle ihres Bogens liegt und den Ort anzeigt an welchem sich früher die Wandungen der beiden Mesodermhohlräume von den Seiten her aneinander gelegt hatten und welcher nach hinten in das Septum der dort noch getrennten Blasen übergeht. Mit der nach oben die Höhle des Blastoderm (Kölliker) abgrenzenden Hautplatte steht der Zellfortsatz auf diesen Durchschnitten nicht im Zusammenhang. Die Darmrinne ist tief und wie gesagt offen innerhalb der sich nach den Seiten von ihr ausbreitenden Darmfaserplatte finden sich zahlreiche Gefässdurchschnitte.

Der nach vorn folgende Schnitt 2 enthält bereits einen geschlossenen Kopfdarm und zwar sind es zunächst nur Entodermfalten welche den Verschluss bilden, sonst bietet der Schnitt nichts abweichendes; doch ist auf diesem wie auf dem vorigen Schnitt der Embryonalkörper im Verhältnis zum Blastoderm fast horizontal gelegen und es schlagen sich die Darmfaserplatte und Entoderm wie eine kurze Falte auch auf die obere Seite desselben herauf. Es erinnert dies an die Bildung eines falschen Amnion.

Schnitt 3 bietet dann ein sehr ähnliches Bild und auf Schnitt 4 hat sich das Entoderm des Kopfdarmes von dem des Blastoderm getrennt, während sich die beiden Schlingen der Darmfaserplatte in der Mittellinie nicht berühren. Auf der nach oben gewandten Seite des Durchschnittes beginnt an derjenigen Stelle, an welcher die Amnionfalte nach oben abbiegt eine Verschmelzung der Hautplatte derselben mit der nach der Fläche des Blastoderm auslaufenden Darmfaserplatte sich einzuleiten.

Auf Schnitt 5 (Fig. 24) sind unterhalb des Kopfdarms, der eine allseitig geschlossene Wand besitzt, das Hornblatt, das Ectoderm der Kopfscheide und das Entoderm nahezu verschmolzen, während die Hautplatte des Amnion mit dem Mesoderm des Körpers seitlich nicht in Zusammen-

hang steht, sondern schlingenförmig in die Darmfaserplatte umbiegt. Auf die Bedeutung solcher Bilder wird unten näher eingegangen.

Auf Schnitt 6 und noch deutlicher auf Schnitt 7 macht das Entoderm und die ihr anliegende Darmfaserplatte nun am Rande der Höhle des Blastoderm eine Falte nach dem Kopfende des Embryo hin, welche auf letztgenanntem Schnitt (Fig. 25) soweit geht, dass sie von oben her an das Amnion anstösst, und die somit die Höhle des Blastoderm gleichsam in einen oberen und unteren Abschnitt zerlegt; an dieser Stelle ist auch die Mesodermlage unterbrochen, welche dem Entoderm anliegt. Der untere dieser beiden Abschnitte bildet einen vollständig abgeschlossenen Ring, welcher nach innen völlig von Mesoderm ausgekleidet wird und dessen Entodermlage an der Wurzel des Kopfdarmes durch einen Klumpen kleiner Zellen mit dem Kopfdurchschnitt zusammenhängt. Ein Stück von der Mesodermauskleidung desselben gehört hier dem Mesoderm der vorderen Amnionfalte an (es ist dieser Hohlraum der Durchschnitt der in Fig. 3 abgebildeten unterhalb und an dessen linker Seite gelegenen Mesodermblase). Der obere mit dieser Höhle auf dem Durchschnitt nicht communicirende Raum ist die eigentliche Höhle des Blastoderm; auch diese wird an ihrer Innenseite überall vom Mesoderm ausgekleidet. Das Mesoderm der Amnionfalte, das auf Fig. 24 an der oberen Seite des Embryonalkörpers nicht mehr mit diesem in Zusammenhang stand, lässt diesen Zusammenhang jetzt auch an der unteren (linken) Seite vermissen, und geht auch hier schlingenförmig in die Darmfaserplatte über. Ausserdem ist es gerade in der Mitte über dem Embryonalkörper durch die sich einschiebende Entodermlage unterbrochen. Den Embryonalkörper umgiebt das Hornblatt, das an seiner ventralen Seite mit dem Ectoderm der Kopfscheide zusammenhängt.

Auf Schnitt 8 besteht kein Zusammenhang des Kopfdurchschnittes mit den peripheren Keimhäuten mehr (Fig. 26), der Durchschnitt enthält das vorderste Ende des Kopfdarmlumens. Entoderm und Hornblatt in der unteren Wand des Kopfdarms nehmen sich ebenso aus, wie in Fig. 14. Die Chorda ist schon schräg getroffen, da sie hier umbiegt.

Der Durchschnitt durch das Kopfende wird umgeben von einem geschlossenen Ring von Ectoderm, dieser liegt gleichsam wieder in einem Ring von Entoderm, das nach oben mit dem Entoderm der Blastodermfläche zusammenhängt und in welches nach unten ein Ring von Mesoderm eingeschaltet ist. Die Höhle des Blastoderm ist völlig von dieser unteren Höhle getrennt (aber nur auf dem Durchschnitt, da nach hinten beide communiciren).

Auf Schnitt 9 (Fig. 27) hängt dann das Entoderm, das das Kopfende umgiebt, nach oben nicht mehr mit dem Entoderm des Blastoderm zusammen, sondern bildet einen besonderen Ring auch um die von ihm ein-

geschlossene Mesodermblase, die sich etwas verkleinert. Diese Verkleinerung ist noch verstärkt auf Schnitt 10, auf 11 findet sich nur noch ein Klumpen von Zellen vor, der auf 12 ebenfalls fehlt. Dieser Schnitt (Fig. 28) zeigt den Durchschnitt durch das Kopfende an der Stelle der beginnenden Gesichtskopfbeuge von je einem einfachen schmalen Ring von Ectoderm und Entoderm umgeben. Beide liegen völlig getrennt von dem über denselben gelegenen Blastoderm. Auf den folgenden Schnitten 13—17 nimmt nur der Durchschnitt durch das Kopfende an Grösse ab, ebenso die Höhle des Blastoderm. Von ersterem findet sich der letzte Ausläufer auf Schnitt 19, auch letztere findet sich nur noch auf wenigen Schnitten.

Von einer anderen Serie von Querschnitten soll eine Anzahl von Durchschnitten beschrieben werden, welche sich trotz etwa gleicher Entwickelung des Embryonalkörpers durch eine weniger weite Ausbreitung der peripheren Keimhäute auszeichnete. Es beginnt die Darstellung mit demjenigen Schnitt, welcher in Fig. 30 abgebildet ist. Es enthält derselbe den Durchschnitt von derjenigen Stelle an welcher sich die Gesichtskopfbeuge befindet und hat gerade den Boden der umgebogenen Stelle getroffen in ähnlicher Weise wie dies in Fig. 27 abgebildet ist. Der Durchschnitt durch das Kopfende liegt in einem Ring von Ectoderm völlig frei, diesem geschlossenen Ring liegt beiderseits ein Ring von Mesodermzellen an, von welchen beiden sich der in der Figur rechts belegene wie mit einer Schlinge etwas nach abwärts zieht. Der so beschriebene Durchschnitt wird nach oben von einer Lage von Ectoderm nach unten von einer solchen von Entoderm überzogen; während letzteres sowohl der Kopfscheide als dem Mesoderm eng anliegt, ist das erstere besonders in der Mitte etwas abgehoben. Der nach hinten folgende Durchschnitt ist zerstört und auf dem dann folgenden, der das Vorderende des Kopfdarmes enthält, hängt rechterseits die Mesodermschlinge mit dem Mesoderm der Kopfplatten zusammen; dieser Zusammenhang findet sich auf dem nächstfolgenden dann auch linkerseits. Bei beiden reicht aber das Mesoderm nicht höher an der Kopfscheide herauf als dies auf dem eben beschriebenen Schnitt der Fall war. Um auf dem oben beschriebenen in Fig. 30 abgebildeten Durchschnitt zurückzukommen, so sei bemerkt, dass der auf diesen nach vorn folgende Schnitt demselben sehr ähnlich sieht, von den weiter nach vorn folgenden Durchschnitten von denen einer in Fig. 29 abgebildet ist, sei hier nur angeführt, dass wie aus der Figur linkerseits ersichtlich die Mesodermhohlräume kleiner werden und sich gleichsam höher oben an der Kopfscheide anlagern, so dass das Kopfende nach unten mehr aus der Fläche der Keimhäute hervortritt, ein Umstand, welcher auf den noch weiter nach vorn gelegenen Durchschnitten noch deutlicher wird; auf keinen derselben aber findet sich Mesoderm oberhalb der Kopfscheide. Auf den beiden letzten Durchschnitten, welche das

Kopfende getroffen haben, ist dieses soweit nach unten gerückt, dass ausser dem Ectodermringe der Kopfscheide dasselbe auch von einem Entodermringe umzogen ist (vergl. Fig. 28).

Ferner soll von dieser Serie noch ein Durchschnitt beschrieben werden, der weiter nach hinten gelegen ist, als die eben erwähnten. Es zeigt derselbe (Fig. 31), der ganz nahe vor dem hinteren freien Rande der Kopfscheide gelegen ist, dass an dieser Stelle zwar eine geschlossene Ectodermlage vorhanden ist, dass diese aber mit der über derselben gelegene Ectodermlage des Blastoderm nicht in Zusammenhang steht, und dass ferner die Hautplatte von der einen Seite nur sehr wenig, auf der anderen noch gar nicht dem Ectoderm der Kopfscheide anliegt. Auf die Bedeutung solcher Bilder soll weiter unten genauer eingegangen werden.

Wenn man die oben beschriebenen Serien, sowohl Längs- als Querschnitte, mit den im vorigen Abschnitt beschriebenen vergleicht, so ergiebt dieser Vergleich zwischen Fig. 9 und 10 einerseits und Fig. 32 andererseits den erheblichen Fortschritt in der Entwickelung der Kopfscheide. Während sich in der Mitte Durchschnitte ohne Mesoderm gar nicht mehr vorfinden, hat sich zugleich eine sehr erhebliche Vergrösserung des vorher noch ziemlich kleinen und unbedeutenden Mesodermdreieckes herausgebildet; der Platz für dasselbe ist hauptsächlich gewonnen dadurch, dass von den ursprünglich unmittelbar aneinander liegenden Zellenlagen das Ectoderm über die Rückenfläche des Embryo fortgewachsen ist, während das Entoderm, wenn überhaupt, nur verhältnissmässig wenig weiter nach hinten sich ausgebreitet hat; so muss eine Trennung der ursprünglich aneinander liegenden Lagen zu Stande kommen und der so gewonnene Raum wird von dem sich spaltenden Mesoderm eingenommen.

(Oder aber könnte man sich auch vorstellen, dass der Spaltungsvorgang im Mesoderm das Primäre ist und hierdurch nun Ectoderm und Entoderm aus einander gedrängt werden oder endlich, dass beide Vorgänge Hand in Hand gehen.)

An den entwickelteren Praeparaten ist auch durch zahlreicheres Auftreten von Gefässanlagen deutlicher geworden, was man ursprünglich nur aus der Lage der Zellschichten zu einander entnehmen konnte, nämlich dass die dem Ectoderm anliegende Platte die Hautplatte ist, während die dem Entoderm zunächst befindliche die Darmfaserplatte darstellt. Beide gehen hier bogenförmig oder eigentlich continuirlich in einander über.

Man kann dies Uebergehen von Haut- und Darmfaserplatte in der Art beobachten, dass von einer einzigen nur mehrfach gebogenen Zellenlage die Seitentheile der Darmfaserplatte, die mittleren der Hautplatte angehören. Noch deutlicher tritt der gleiche Umstand an noch etwas älteren Exemplaren

hervor, wie dieselben weiter unten beschrieben werden und wird er hier auch seine Erklärung finden.

Das Ungewöhnliche im Verhalten des Mesoderm an dieser Stelle besteht wohl darin, dass für gewöhnlich die Darmfaserplatte und die Hautplatte — abgesehen von dem peripheren Rand derselben — nur da zusammenhängen, wo sie mit dem Mesoderm der Urwirbelplatten (Seitenplatten) aneinanderstossen, während hier ein unmittelbares schlingenförmiges Uebergehen derselben in einander beobachtet wird. Es hängt dies zusammen mit der Art und Weise, wie sich das Mesoderm an dem vorderen ursprünglich mesoderm-freien Theil des Blastoderm weiter ausbreitet.

Von einer anderen Serie von Querschnitten, welche etwa den Uebergang zu den im folgenden Stadium beschriebenen bildet, sollen noch eine Anzahl von Durchschnitten beschrieben werden. Es soll begonnen werden mit demjenigen Schnitt, welcher das vorderste Ende des Kopfdarmes enthält und sollen dann nur diejenigen Schnitte beschrieben werden, welche von hier aus nach vorn folgen.

Es wird die Beschreibung der Schnitte deshalb gegeben, weil die Durchschnitte in manchen Beziehungen Abweichungen von denen des eben beschriebenen Embryo darbieten. Was die makroskopischen Verhältnisse anlangt, so waren dieselben ähnlich denen des eben geschilderten Embryo. Nur war die Spaltung des Mesoderm makroskopisch bereits deutlicher und auf weitere Strecken sichtbar.

Der besagte Schnitt (Fig. 33) hat das Vorderende des Kopfdarmes getroffen; über demselben liegt ein geschlossenes Markrohr. Die Chorda, allseitig abgegrenzt, zwischen beiden; an den unteren Theil des Kopfdarmes sich anschliessend das querdurchschnittene offene vordere Ende der Medullarrinne, das mit der Gesichtskopfbeuge in diese seine Lage gekommen ist. Dieser Durchschnitt wird umgeben von einem allseitig geschlossenen Ring von Zellen, welcher wieder sowohl oben als unten von einem Halbring überzogen ist; diese beiden letzteren setzen sich nun aneinanderliegend weiter nach aussen fort. Der ganze Schnitt wird nach oben ausserdem von Ectoderm und Hautplatte überzogen. Es ist bei diesem Schnitt zu beachten das Verhalten der unteren Mesodermlage. Während diese seitlich in der Höhle des Blastoderm dem Entoderm unmittelbar anliegt und Gefässe trägt, geht sie da, wo sie an das Ectoderm der Kopfscheide anstösst, bogenförmig oben über dasselbe fort, während die untere Hälfte der letzteren nur einen Entodermüberzug trägt.

Man muss den oberhalb der Kopfscheide belegenen Theil des Mesoderm wohl als Hautplatte ansehen, der gleichsam in die Darmfaserplatte eingeschaltet erscheint. Es erscheinen also auch hier Hautplatte und Darmfaserplatte auf dem Querschnitt als continuirlich in einander übergehende

Zellenlagen; ausserdem finden wir auf der Entodermseite eine ausgedehnte Stelle, an welcher zu dieser Zeit der Entwickelung noch keine Darmfaserplatte gelegen ist; es ist diese Stelle auch schon makroskopisch mit Deutlichkeit wahrzunehmen; bei älteren Stadien wird sie deutlicher und wird genauer besprochen werden.

III. Die vorher getrennten Mesodermhohlräume des vorderen Gefässhofrandes sind zu einem Spaltraum vereinigt. Mesoderm gänzlich gespalten. Sonstige Entwickelungsvorgänge am Vorderende.

Ein Embryo, dessen Mesoderm nunmehr in der ganzen Ausdehnung des Gefässhofes gespalten ist, ist in Fig. 4 von der Dotterseite her abgebildet.

Der Embryo ist in seiner Längsaxe gekrümmt, von der Ectodermseite sieht man durch den Amnionnabel die Raphe, in welcher sich die beiden Rückenwülste getroffen haben; das Centralnervenrohr ist also geschlossen; sonst sind von der Ectodermseite her bei dem fast vollständigen Schluss des Amnion Einzelheiten nicht wahrzunehmen.

Von der Entodermseite her gewahrt man am hinteren Ende der offenen Darmrinne bei Loupenvergrösserung den Endwulst, an dessen vorderem Ende die untere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus als kleines rundliches Loch hervortritt. Hinter dem Endwulst setzt sich als kurzer Anhang die Allantoisanlage ab. An dem Kopfende, welches auf der linken Seite liegt, während das hintere Ende auf der Fläche gelegen ist, treten die primitiven Augenblasen auf, die Gesichtskopfbeuge ist eingeleitet. Ein Kopfdarm ist vorhanden. Auch sei bemerkt, dass in Folge der seitlichen Lage des Kopfendes dieses sich wieder der Fläche des Blastoderms mehr genähert hat, derselben wieder von unten anliegt, während in früheren Stadien der hakenförmig nach unten gekrümmte Kopf aus der Fläche des Blastoderm herausragte (vergl. Fig. 3).

Der Gefässhof umgiebt den Embryo als ovaler Hof. An demselben treten die Blutinseln überall deutlich hervor, je weiter hinten und peripher, desto deutlicher; an dem Kopfende des Embryo sieht man von der Wurzel der Kopfscheide aus eine zarte Linie schräg nach hinten und kopfwärts über den Embryonalkörper herüberlaufen; diese setzt dann, unmittelbar am Rande des Embryonalkörpers herlaufend, sich nach vorn um das Kopfende und wieder abwärts bis zur Wurzel der Kopfscheide fort, so einen kleinen ovalen Raum begrenzend, der, wie die Durchschnitte lehren, kein Mesoderm unterhalb des Embryonalkörpers enthält und den man daher die „meso-

dermfreie Zone“ der Kopfscheide nennen kann. An den Gefässhof schliesst sich die intermediäre Zone an, selbst begrenzt durch den inneren Rand des Keimwalles.

Die Darstellung einer Querschnittserie möge entsprechend der zuletzt beschriebenen ebenfalls mit demjenigen Schnitt beginnen, welcher das vorderste Ende des Kopfdarmes getroffen hat (Fig. 39). Ein Vergleich mit Fig. 33 lässt sogleich die Unterschiede erkennen.

Der Kopftheil liegt etwas schräger als früher. Er enthält das quer geschnittene Vorderende des Kopfdarms, zu beiden Seiten desselben je einen Querschnitt des Markrohrs. Der untere zeigt dasselbe noch ungeschlossen, es ist der Schnitt durch die erste Hirnblase, der obere ist geschlossen. Die Chorda ist an ihrer Umbiegungsstelle nicht mehr quer, sondern in der Fläche getroffen. An der unteren Seite des Kopfdarms liegt jederseits ein Gefässdurchschnitt. Ein zusammenhängender Ring vom Hornblatt schliesst das Ganze nach aussen ab.

Was die einschliessenden Keimhäute anlangt, so findet sich auch hier zunächst ein Ring vom Ectoderm, allseitig geschlossen um das Kopfende, über den ganzen Durchschnitt hinweg zieht eine doppelte Zellenlage, Ectoderm und Hautplatte, unter demselben ein ziemlich geradlinig verlaufendes Entoderm. Es bleibt nun noch übrig, die Lage vom Mesoderm, welche sich, wie auch oben beschrieben, seitwärt an das Entoderm anlagert und Gefässe trägt, während der mittlere Theil derselben sich oberhalb des Ectoderm der Kopfscheide herüberzieht und gefässlos ist. Es gehen also auch hier Haut- und Darmfaserplatte ohne Unterbrechung in einander über. Ein Vergleich mit der früheren Figur ergiebt, dass die Schlinge, an deren Spitze beide in einander übergehen, jetzt etwas weiter ventralwärts herunterreicht.

Weiter nach aussen hört das Mesoderm auf und findet man dann nur noch Ectoderm und Entoderm vor.

Verfolgt man nun zunächst die Schnitte in der Richtung nach vorn, so bieten die beiden nächsten, was das Blastoderm anlangt, keine Abweichung. Auf dem dritten und noch mehr auf dem vierten nähern sich die beiden Uebergangsstellen von Haut- und Darmfaserplatte einander unterhalb des Kopfdurchschnittes immer mehr; auf dem fünften haben sie sich fast erreicht und auf dem sechsten sind sie vereinigt, so dass hier das Kopfende von einem Ring von Ectoderm und Hautplatte umgeben ist, während nach unten (Fig. 40) dem Entoderm sich eine continuirliche Lage von Darmfaserplatte anschliesst. Ebenso verhalten sich die beiden nach vorn noch folgenden Kopfdurchschnitte; (ein solches Verhalten der Mesodermschlingen ist allerdings nicht das gewöhnliche, sondern in der Regel

berühren sich unten, soweit der Embryonalkörper nach vorn reicht, die Schlingen nicht).

Um nun die Art und Weise erklären zu können, auf welche, abgesehen von früheren Bildern, die in Fig. 33 u. 39 dargestellten zu Stande kommen, mag von der vorliegenden Serie noch eine Anzahl von Durchschnitten beschrieben werden, welche von Stellen weiter nach hinten von den abgebildeten entnommen sind. Es steht der Vorgang, durch welchen das schlingenförmige Uebergehen von der Darmfaserplatte in die Hautplatte bewirkt wird, in directem Zusammenhang mit dem Schluss des Darmes und der Leibeshöhle am vorderen Körperende. In Fig. 34 ist ein Durchschnitt unmittelbar nach hinten von der vorderen Darmpforte abgebildet. Die Darmrinne ist offen, das Amnion geschlossen. An der rechten Seite der Figur reicht die Hautplatte mit dem Hornblatt tiefer neben der Darmfaserplatte herunter als links. Es ist dies bedingt durch eine Verschiedenheit in der Länge der die Darmrinne begrenzenden Zellenlage und diese Verschiedenheit beruht wieder auf der schrägen Lage des Embryo. Auf der rechten Seite der Figur zwischen Haut- und Darmfaserplatte und mit letzterer in Verbindung liegt ein ziemlich dicker Klumpen von Zellen. Auf dem nach vorn folgenden Schnitt (Fig. 35) ist die untere Wand des Darmes durch eine breite Zellenmasse verschlossen. Dieser Verschluss des Darmes findet an derjenigen Stelle statt, welche gerade nach unten liegt und diese Stelle entspricht bei der schrägen Lage des Embryo mehr der Seiten- als der unteren Wand des Darmes. Die Darmfaserplatte liegt dem Darmrohr nicht unmittelbar an, sondern ist an einer kleinen Stelle etwas abgehoben. An der rechten nach oben gelegenen Seite des Embryonalkörpers findet sich ein Zusammenhang der Hautplatte an deren Umbiegungsstelle zur Amnionfalte mit dem oberen Rand des ihr zunächst gelegenen Theiles der Darmfaserplatte. Das Hornblatt reicht von oben bis zu dieser Verschmelzungsstelle herunter. Auf dem dann nach vorn folgenden Schnitt (Fig. 36) reicht an dieser Vereinigungsstelle die von oben her kommende Hautplatte des Amnion seitlich nicht an den Embryonalkörper heran, sondern biegt ohne Zusammenhang mit demselben nach rechts ab, um sich schlingenförmig in die Darmfaserplatte fortzusetzen. Die Strecke von dieser Umbiegungsstelle bis zu dem Embryonalkörper wird durch eine Fortsetzung der Ectodermlage des Amnion ausgefüllt, welches demnach hier an dieser Strecke dem Entoderm anliegt. Das Hornblatt nebst der sehr verdünnten Hautplatte reicht ventralwärts bis unter die Mitte des Embryonalkörpers herunter, an welcher Stelle das Hornblatt in das Ectoderm des Amnion umbiegt, während die Mesodermlage nach links neben dem Entoderm fortlaufend sich bis zu derjenigen Stelle fortsetzt, an welcher auf dem vorigen Schnitt der Schluss des Darmes sichtbar war. Hier findet sich jetzt ein

Klumpen von Mesodermzellen, der nach oben mit der Urwirbelplatte zusammenhängt und in welchem auch das eine Ende der von der Darmfaserplatte gebildeten Herzanlage verläuft (das Endothel des Herzens ist in diesem und den beiden folgenden Bildern nicht angegeben). Das Darmrohr bildet ein geschlossener, allseitig abgegrenzter Ring von Zellen. In Fig. 37 ist die Schlinge von Haut- und Darmfaserplatte etwas weiter von dem Embryonalkörper nach rechts abgerückt, und in dem dadurch gebildeten Dreieck findet sich der Durchschnitt des vordersten Kopfendes. An dem Embryonalkörper selbst reicht von rechts her das Hornblatt weiter um diesen herum. Der Zellklumpen, in welchen die Hautplatte auslief, ist erheblich verkleinert und geht von seinem Rande die Darmfaserplatte des Blastoderm nach links ab. Unterhalb des geschlossenen Darmes liegt die Schlinge der Darmfaserplatte, welche die Herzanlage darstellt. In Fig. 38 ist das Hornblatt fast rings um den Embryonalkörper geschlossen. Nur an einer kleinen Stelle am unteren Rande fehlt es noch, und hier hängt das Mesoderm des Körpers mit der Hautplatte des Amnion zusammen. Von eben dieser Stelle geht die Darmfaserplatte des Blastoderm aus und man braucht sich nur vorzustellen, dass, wie es die nach vorn folgenden Durchschnitte zeigen, an dieser Stelle eine Loslösung innerhalb des Mesoderm und ein Verschluss des Hornblattes und damit der Kopfscheide eintritt, so ist ein Bild, wie es der weiter nach vorn gelegene und oben beschriebene Schnitt 39 zeigt, gegeben.

Wenn man also diese Querschnittserien von der vorderen Darmpforte aus in der Richtung nach vorn verfolgte, so stellte sich heraus, dass unmittelbar nach Schluss der Darmhöhle auch der Schluss der Leibeshöhle eintritt. Es reichen Hornblatt und Hautplatte mit sammt den von ihnen beiderseits ausgehenden Amnionfalten schnell bis an den unteren Rand des sich schliessenden Darmes, wobei die durch Schieflage des Embryo nach oben gedrehte Seite schneller abwärts wächst und länger wird. Ehe noch eine Abschnürung der Darmfaserplatte von deren beiden Hälften eintritt, lösen sich beiderseits die Haut- und Darmfaserplatten an derjenigen Stelle, wo dieselben dem Körper anliegen, los. Indem dieselben dann als zusammenhängende Schlingen nach aussen abweichen, wächst das Hornblatt eventuell in Begleitung der ihm anliegenden Hautplatte ventralwärts und schliesst die Leibeshöhle. Dieser Schluss tritt, ebenso wie an dieser Stelle des Darmes, an der gerade nach unten gelegenen Stelle, also bei der Schieflage des Embryonalkörpers an der seitlichen Darm- und Leibeswand ein. Hierbei kommt dann zugleich eine Loslösung des Ectoderm der Kopfscheide von dem Hornblatt des Embryonalkörpers zu Stande und dieses erscheint dann auf dem Querschnitt als frei innerhalb des dasselbe umgebenden Ringes der Keimhäute gelegen. Dies ist der Vorgang, wie wir denselben nach

Anlage des Herzens beobachten. Ein wesentliches Kennzeichen desselben ist die seitliche zusammenhängende Loslösung von Hautplatte und Darmfaserplatte, ehe nach unten eine Abschnürung der von den beiden Seiten her durch Faltung aneinander gelegten Darmfaserplatte eintritt.

Derselbe Vorgang findet sich auch in früherer Zeit der Entwickelung noch vor der Anlage des Herzens und auch an denjenigen Theilen des Kopfdarmes, neben welchen als in dessen vordersten Abschnitten sich eine Leibeshöhle nicht mehr vorfindet (vergl. Fig. 24—28). In Folge dessen werden auch ähnlich aufzufassen sein die Durchschnitte, von welchen einer in Fig. 15 abgebildet ist. Auch in dieser frühen Zeit würde schon eine ähnliche seitliche Loslösung von miteinander zusammenhängender Darmfaserplatte und Hautplatte vorkommen, wie wir dieselbe in späterer Zeit vorfinden. Nur eine Querschnittserie liegt mir vor aus der Zeit unmittelbar vor der Anlage des Herzens, an welcher auf etwa drei Querschnitten ein geschlossener Kopfdarm und eine unverschlossene Leibeshöhle vorhanden sind, doch hat noch auf keinem der Durchschnitte eine Loslösung der beiden Lamellen der Darmfaserplatte von einander stattgefunden und es folgen nach vorn noch fünf weitere Durchschnitte, auf welchen auch die Leibeshöhle geschlossen ist.

IV. Das Verschwinden der mesodermfreien Zone auf der Entodermseite und die Anlage des falschen Amnion.

In dem folgenden Abschnitt soll eine weitere Fortsetzung der Entwickelung gegeben werden, soweit dieselbe sich auf die Veränderungen innerhalb des Blastoderm beziehen; es ist dies hauptsächlich die Frage nach dem mesodermfreien Abschnitt der Entodermseite, das Verschwinden desselben und die Art und Weise dieses Vorganges.

Es werden daher keine in der Entwickelung des Embryonalkörpers unmittelbar anschliessende Stadien beschrieben werden, sondern es sollen in diesem Abschnitt drei sonst ziemlich weit in der Entwickelung auseinander liegende Zustände dargestellt werden. Dieselben zeigen:

1. Ein Zunehmen in der Ausdehnung der mesodermfreien Zone (Fig. 6).

2. Ein relatives Abnehmen (Fig. 7) in der Ausdehnung derselben, d. h. es ist ein kleiner Abschnitt des Embryonalkörpers noch frei.

3. Ein Stadium nahe vor dem Schluss derselben (Fig. 8).

In Fig. 6 ist ein Embryo von der Entodermseite abgebildet, der auf einer vorgerückteren Stufe der Entwickelung steht; derselbe ist stark ge-

krümmt und liegt ganz auf der Seite. Das Mittelhirn tritt hervor, die secundäre Augenblase ist angelegt, ebenso Riechgrube, Kiemenbogen und Spalten, Herz, Gehörbläschen. Von der Ectodermseite her gewahrt man die Allantois, welche sich mehr nach dieser Seite zieht, als länglich ovales Bläschen, das aus der Vorderseite des Enddarms heraushängt.

Der ganze Embryo ist von der Dotterseite her von Darmfaserplatte und Entoderm völlig überdeckt bis auf die Theile von der Wurzel der vorderen Amnionfalte nach vorn. Herz, Kiemenbogen und der ganze Kopf sind unten von Mesoderm nicht überzogen. Es ergiebt ein Vergleich mit dem in Fig. 4 abgebildeten und bereits besprochenen, sowie auch mit dem in Fig. 5 dargestellten, der weiter unten genauer beschrieben wird, dass die mesodermfreie Zone hier erheblich grösser ist, da dieselbe immer noch unter den ganzen, inzwischen stark gewachsenen Kopftheilen herreicht. Von der Wurzel aus nach dem Rücken des Embryo reicht ein Gefäss, das allmählich nach dem Kopfende zu kleiner wird. Dadurch wird ein scharfer Rand gebildet, der die mesodermfreie Zone deutlich hervortreten lässt.

Es verkleinert sich nunmehr die mesodermfreie Zone relativ dadurch, dass der nach hinten gelegene Rand derselben allmählich mehr über den Rücken des Embryo nach dem Kopfende desselben sich herüberzieht. In Fig. 7 ist ein solcher Embryo von der Entodermseite abgebildet. Ein Vergleich der Figur mit Fig. 6 lehrt, dass, während früher der hintere Rand der mesodermfreien Zone von der vorderen Darmpforte aus ziemlich direct nach der Rückseite des Embryo verlief, er jetzt schräg nach vorn zieht, und somit einen erheblicheren Theil des Rückens, also ein grösseres Stück des Embryonalkörpers als früher bedeckt, wenn auch die mesodermfreie Zone an absoluter Grösse der des vorigen Stadium kaum nachsteht.

Auf die Darstellung des Embryo selbst will ich verzichten, doch sei bemerkt, dass sich in diesem Stadium die Bildung des falschen Amnion einleitet; wie aus der Figur hervorgeht (und wie auch die gleich zu beschreibende Figur zeigt), liegt der stark gekrümmte Embryo wie in einem Sack, der nach unten gegen die Fläche des Blastoderm erheblich vorspringt; dieses Vorspringen beruht darauf, dass der ganze Embryo sich gleichsam in den aus Darmfaserplatte und Entoderm bestehenden unteren Theil des Blastoderm einsenkt.

Es sei zur Erklärung dieses Vorganges hier auf den weiter unten genauer beschriebenen, in Fig. 43 abgebildeten Durchschnitt verwiesen; derselbe ist durch die Mitte eines Embryo gelegt, der in seiner Entwickelung etwa zwischen den in Fig. 6 und 7 abgebildeten steht. Es enthält einen Querschnitt durch den Rumpf des Embryo und einen ebensolchen durch die Allantoisblase; der freie Rand des Durchschnittes nach links ist nicht abgebildet. Es geht aus dieser Figur im Vergleich mit dem

Flächenbilde Fig. 7 hervor, dass der Rand der Blase, in welcher dort der Embryo liegt, durch eine Falte von Darmfaserplatte und Entoderm gebildet wird; dieselben schlagen sich in geringer Entfernung von dem Embryonalkörper nach oben in die Höhe und legen sich dem Ectoderm und der Hautplatte ziemlich nahe an. Auf der linken, in der Abbildung nicht wiedergegebenen Seite, findet dieser Umstand etwa in gleicher Entfernung von dem Embryonalkörper statt, wie nach rechts der Abstand von dem Allantoisdurchschnitt beträgt.

Es wird am zweckmässigsten sein, wenn man die Falte, welche diesen Umschlag bildet, wie oben geschehen, als falsches Amnion bezeichnet. Es bietet zwar der Durchschnitt ein anderes Bild als ein solcher von dem in Bildung begriffenen falschen Amnion beim Hühnerembryo, indem dort die Falte von Darmfaserplatte und Entoderm dem Embryonalkörper viel enger anliegt, doch ist trotzdem wohl diese Bezeichnung angebracht, da es sich um eine Falte von Darmfaserplatte und Entoderm handelt, welche einen Theil des Embryo von unten her überdeckt. Die gleiche Falte in Fig. 32 wird man nicht ebenso bezeichnen können, da sie sich nur auf ganz kurze Strecken am Kopfende findet und über diesem geschlossen ist und ebenso nicht die in Fig. 24, da diese wohl nur durch die Schieflage des Embryo bedingt ist. Die Anlage des falschen Amnion ist hier eine etwa kreisförmige, entsprechend der Krümmung des Embryo, während dieselbe beim Hühnerembryo eine längliche sein würde.

Die Allantois liegt, wie aus der Abbildung hervorgeht, in dieser Zeit mitten in der Höhle des falschen Amnion; in etwas späterer Zeit der Entwickelung legt sie sich mehr nach der rechten Seite des Embryonalkörpers und kommt damit von unten an die Hautplatte des Chorion zu liegen, welche die Decke der Höhle des falschen Amnion bildet und der sich die Allantois eng anschmiegt. Indem diese sich nun in der Fläche ausbreitet und zugleich der Rand des falschen Amnion deutlicher im Flächenbilde hervortritt, kommt schliesslich ein Zustand zur Ausbildung, in welchem man am Flächenbild von der Ectodermseite her den Rand des falschen Amnion bemerkt, während die rundliche Scheibe, die er einschliesst, völlig von der Allantois ausgefüllt wird. Einen Zusammenhang zwischen der Bildung des falschen Amnion mit der des eigentlichen, so zwar, dass man annehmen könnte, die Darmfaserplatte und das Entoderm würden gleichsam mit Hautplatte und Ectoderm in die Höhe gezogen, kann man hier ausschliessen. Das Amnion selbst ist bereits völlig geschlossen, ehe die Bildung des falschen Amnion sich einleitet; die Falten des letzteren bilden sich durchaus selbständig.

Um auf die Verhältnisse der mesodermfreien Zone zurückzukommen, so stellt Fig. 8 einen Embryo dar, bei welchem diese nahezu ganz ver-

schwunden ist. Man nimmt von dem Embryonalkörper wenig mehr wahr, als die ungefähren Umrisse. Die Stelle der mesodermfreien Zone wird jedoch durch das Randgefäss noch deutlich angezeigt. Während sonst überall Gefässe reichlich durchscheinen und der ganzen Fläche ein gerieftes Aussehen geben, ist an der Wurzel des Randgefässes noch eine Stelle vorhanden, an welcher man keine Gefässe wahrnimmt, die mesodermfreie Zone.

Auf die Beschaffenheit des Embryo will ich auch hier nicht weiter eingehen: die Bildung des falschen Amnion bewirkt auch hier, dass der Embryo mit den ihn umhüllenden Keimhäuten stark gegen die Dotterseite vorspringt. Der Embryo liegt, wie dies auch in der Figur angegeben, wenn man denselben von der Entodermseite her betrachtet, gleichsam in einem Sack, dessen oberer Rand an die Fläche des Blastoderm anschliesst.

Auf die Darstellung und Abbildung von Durchschnitten aus der eben geschilderten Entwickelungszeit kann ich verzichten. Der Vorgang, wie das Mesoderm sich an dieser Stelle ausbreitet, geht einerseits aus einem Vergleich der ganzen Embryonen hervor; andererseits sei bemerkt, dass er auf den Querschnitten ähnliche Bilder liefert, wie die in Figg. 33, 39, 40 gegebenen.

In einem nur wenig älteren Stadium nimmt man dann von der Entodermfläche her von der mesodermfreien Zone am unversehrten Embryo nichts mehr wahr. Es scheinen die Gefässe continuirlich über die ganze untere Fläche hin wegzulaufen. Man braucht sich nur in Fig. 8 die letzte freie Stelle ebenfalls mit Gefässen ausgefüllt zu denken, um das Bild eines solchen Embryo zu bekommen.

V. Die weitere Entwickelung des Gefässhofes.

Bei der oben gegebenen Beschreibung der ganzen Embryonen war die Ausbreitung des Gefässhofes als Unterscheidungsmerkmal für die in den einzelnen Abschnitten beschriebenen Entwickelungsstadien benutzt; auch in einer früheren Arbeit war bereits der Ausbreitung des Gefässhofes gedacht.

Wenn hier die weitere Entwickelung des Gefässhofes noch einmal besonders besprochen werden soll, so muss ich zunächst auf die früheren Abbildungen von denselben verweisen; es sind dies einmal eine ganze Keimscheibe und dann ein Durchschnitt durch dieselbe (Entw. d. Rep. Figg. 1 u. 22). Aus der Abbildung der ganzen Keimscheibe ging hervor, dass das Mesoderm den Embryo nach allen Seiten, mit Ausnahme einer kleinen Partie über dem Kopfende, umgiebt, dass aber der äussere Rand des Gefässhofes noch eine Strecke von dem inneren des Keimwalles abstand, so dass innerhalb des letzteren ein Ring sich vorfindet, welcher noch kein

Mesoderm enthält, welche Stelle dann als intermediäre Zone bezeichnet wurde.

Aus den Durchschnitten durch die Keimscheibe ging dann hervor, dass das Mesoderm zu den Seiten des Embryonalkörpers noch nicht in Darmfaserplatte und Hautplatte gespalten war, dagegen in seinen peripheren Theilen bereits Gefässanlagen enthielt.

In dem Folgenden soll nun die Veränderung des Mesoderm zu den Seiten des Embryo, abgesehen vom Kopfende, beschrieben werden.

Es geht zunächst die Spaltung des Mesoderm völlig vor sich, ehe eine weitere Ausdehnung des Gefässhofes bis zum Keimwall eintritt und dann, nachdem das Mesoderm bereits völlig, soweit vorhanden, gespalten, breitet sich dasselbe vorerst ohne auf dem Durchschnitt wahrnehmbaren Spalt bis zum Keimwall aus. Damit ist denn zugleich ein Schwinden der intermediären Zone als mesodermfreier Abschnitt gegeben. Wie dieser Vorgang sich des genaueren ausnimmt, stellen die Figg. 4 u. 5 dar.

a. Völlig gespaltenes Mesoderm bei vorhandener intermediärer Zone.

Ein Embryo dieser Entwickelungszeit ist in Fig. 4 abgebildet. Die genaueren Entwickelungsverhältnisse desselben sind bereits oben mitgetheilt und soll daher nur hierauf verwiesen werden.

Wenn oben von einer solchen Keimscheibe Durchschnitte nur beschrieben wurden, so weit dieselben sich auf die Entwickelungsvorgänge am Kopfende bezogen, so sollen hier solche Schnitte berücksichtigt werden, welche etwa in der Mitte des Embryonalkörpers durch die ganze Scheibe, inclusive beider Keimwälle gelegt waren; ein solcher ist in Fig. 41 abgebildet. Es wurde nur der Raumersparniss halber das äusserste rechte Ende des Schnittes in der Abbildung fortgelassen.

Der querdurchschnittene Embryonalkörper zeigt das geschlossene Rückenmark, die Chorda, die noch ganz offene Darmrinne. Die Amnionfalte ist geschlossen und zwar die Ectodermlage ganz isolirt, während die beiderseitigen Mesodermschlingen noch in Zusammenhang mit einander stehen. Das Mesoderm erstreckt sich nicht bis an den Rand des Schnittes, sondern hört etwa in derselben Entfernung vom Keimwall auf, wie dies bei der citirten früheren Fig. 22 der Fall war.

Dagegen ist das periphere Mesoderm in seiner ganzen Ausdehnung gespalten; die Darmfaserplatte enthält zahlreiche Gefässdurchschnitte. In der Abbildung gehen am peripheren rechten Rande des Mesoderm Haut- und Darmfaserplatte schlingenförmig in einander über, ein Umstand, der nicht an allen Durchschnitten gleich deutlich ist, am vorliegenden aber unverkennbar hervortritt. Ausserdem geht aus der Figur hervor, dass der

Embryonaldurchschnitt gleichsam hier nicht in der Mitte des Gefässhofes gelegen ist.

Nach aussen vom freien Rande des Mesoderm folgt, entsprechend der Breite der intermediären Zone, ein Abschnitt, auf welchem sich nur Ectoderm und Entoderm vorfinden; dann schliesst den Rand des Schnittes der Keimwall ab.

b. Das Mesoderm reicht peripher fast bis zum Keimwall.

Ein solcher Embryo ist in Fig. 5 abgebildet. Die Gesichtskopfbeuge ist im Wesentlichen vollendet, die Herzanlage sehr deutlich, die Allantois beginnt sich etwas ventralwärts zu drehen und hat sich vom Schwanzende abgesetzt; die mesodermfreie Zone unterhalb des Kopfes tritt klar hervor, der Darm ist schon rinnenförmig vertieft. Das Amnion auf der Rückenfläche ist gänzlich geschlossen.

An Stelle des früher in der intermediären Zone frei gelegenen Gefässhofes ist eine diesem an Grösse nicht ganz entsprechende Blase getreten, von der aus sich dann fast durch den ganzen Raum, den früher die intermediäre Zone einnahm, Gefässe bis nahe an den Keimwall erstrecken, die nach aussen in einem Kranz von Blutinseln und ohne Randgefäss endigen. Nur ein ganz schmaler Streifen am inneren Rande des Keimwalles war an dem für die Figur verwandten Object noch mesodermfrei (die Figur ist nach einem erhärtetem Object angefertigt und sind daher die Gefässe in derselben so angegeben, wie sie hier erscheinen). Die intermediäre Zone ist also jetzt als solche fast verschwunden.

Von einem Embryo, bei welchem dies dann völlig der Fall, soll ein Durchschnitt etwa aus der Mitte des Embryonalkörpers beschrieben werden, auch hier ist der eine Rand des Durchschnittes in der Abbildung fortgelassen (Fig. 42).

Auf eine genauere Beschreibung des Durchschnittes durch den Embryonalkörper an dieser Stelle verzichte ich. Was den Bereich des peripherischen Mesoderm anlangt, so findet man einmal entsprechend der makroskopisch sichtbaren Blase die Höhle des Blastoderm auf dem Querschnitt. Es hat dieselbe ungefähr noch die gleiche Ausdehnung, wie der Spaltraum im Mesoderm auf Fig. 41. Doch nun erstreckt sich von hier aus in den Bereich der früher mesodermlosen intermediären Zone das Mesoderm weiter nach aussen bis zum Keimwall, wie man dies nach dem makroskopischen Bilde der Keimscheibe auch annehmen musste. Es ist das Mesoderm von zahlreichen, sich fast unmittelbar aneinanderreihenden Gefässquerschnitten durchsetzt, sowohl im Bereich der der Höhle des Blastoderm angehörenden Darmfaserplatte, wo dieselben schmal und niedrig sind,

[1] *Zoologischer Anzeiger*. 1883. Nr. 143.

als im Bereich der früheren intermediären Zone, wo sie gross und umfangreich erscheinen. Einen Spalt innerhalb des Mesoderm vermag ich an dem mir vorliegenden Präparat an dieser letzteren Stelle nicht wahrzunehmen; jedenfalls ist derselbe nicht so umfangreich, wie weiter central vorhanden, da man dann auch für den Fall eines durch die Behandlung des Embryo bewirkten Aneinanderliegens der Blätter diese selbst wenigstens würde unterscheiden können, was aber nur am Rande der Höhle des Blastoderm noch der Fall ist.

Das Entoderm im Bereich des Embryo und der Höhle des Blastoderm besteht überall aus glatten, auf dem Querschnitt etwa spindelförmigen Zellen, während es in dem Bereich der früheren intermediären Zone überall aus grossen rundlichen Zellen zusammengesetzt ist, ein Umstand, der an den Querschnitten aus dem oben beschriebenen Stadium nicht zu beobachten war.

Wenn man also die eben beschriebenen Querschnitte und ganzen Keimscheiben mit den früher abgebildeten vergleicht, so geht, wie bereits bemerkt, aus denselben hervor, dass das Mesoderm, noch lange ehe es den Keimwall erreicht hat, bereits völlig gespalten ist.

Alsdann wächst es zunächst als ungespaltene Platte weiter nach aussen, bis es den Keimwall erreicht hat.

Besonders der erstere Umstand, dass das Mesoderm bereits gespalten ist und dann auch in der Darmfaserplatte zahlreiche Gefässe enthalten sind, ehe das Mesoderm den Keimwall erreicht hat, ist von Bedeutung für die eventuelle Theilnahme des Keimwalles an der ersten Gefäss- und Blutbildung. Es ist eine solche hier auszuschliessen, da ja erst so in verhältnissmässig später Zeit das Mesoderm den Keimwall überhaupt erreicht.

Ein Vergleich der ganzen Figuren ergiebt auch die Art und Weise, wie die Anlagen der Blutgefässe nach und nach sich ausbreiten. Dieselben finden sich zuerst am äussersten Rande der ovalen Mesodermplatte, welche der Gefässhof bildet, und zwar meist die am stärksten entwickelten Blutinseln hinten, während der Kranz derselben nach rechts und links schmäler wird, fehlt er zuerst vorn vollständig. Auch dann, wenn das Mesoderm bereits einen allseitig geschlossenen Hof bildet (Fig. 4), ist die Entwickelung der Blutinseln am hinteren Theil desselben meist viel erheblicher, als an dem vorderen. Doch bemerkt man auf dem Durchschnitt zuweilen Gefässanlagen, wo solche am unversehrten Embryo nicht auffielen.

Von einem weiter in der Entwickelung vorgeschrittenen Embryo soll hier die Darstellung des Durchschnittes angeschlossen werden, der bereits oben in Bezug auf die Bildung des falschen Amnion erwähnt wurde und in Fig. 43 abgebildet ist.

Er zeigt einen Fortschritt insofern, als nunmehr auch derjenige Theil



des Mesoderm, der die frühere intermediäre Zone einnimmt, deutlich gespalten ist, während sich bis dahin ein solcher Spaltraum auf dem Durchschnitt wenigstens nicht in gleicher Weise nachweisen liess.

Die Höhle des Blastoderm ist entsprechend der Zunahme in der Grösse des Embryonalkörpers ebenfalls ausgedehnter, als dies bis dahin der Fall war, und besitzt in allen ihren Theilen, die im Flächenbild als Hohlraum erscheinen, eine etwa gleiche Höhe. An Stelle des Randes der früheren intermediären Zone etwa schlagen sich dann Entoderm und Darmfaserplatte ziemlich steil als falsches Amnion in die Höhe, um bis nahe an die Hautplatte des Chorion heranzureichen. Von da aus erstreckt sich nach den Seiten zum Keimwall ein im Verhältniss zu dem Hohlraum, der vom falschen Amnion eingeschlossen wird, nur schmaler aber doch deutlicher und zweifelloser Spalt. In der unteren Wand desselben befinden sich die Durchschnitte zahlreicher grösserer Gefässräume, die nach aussen in einem grossen Randgefäss ihren Abschluss finden.

VI. Die Krümmungen des Embryonalkörpers.

Ein Vergleich der Reihe der ganzen Embryonen, welche oben beschrieben und von denen Abbildungen gegeben sind, ergiebt zugleich eine Uebersicht über die Krümmungen des Embryonalkörpers, welche in mancher Hinsicht anders sich verhalten, wie die Krümmungen beim Säugethier und Vogel. Wenn die Abbildungen der Embryonen auch nach erhärteten Exemplaren angefertigt sind, so können hierdurch allerdings auch noch Zunahmen des Grades der Krümmungen bedingt sein, doch sind die wesentlichen Verhältnisse derselben durch die Entwickelungsvorgänge gegeben.

Die erste Krümmung, die man beobachtet, ist eine solche um die Queraxe, welche eingeleitet wird durch die Bildung der Kopfscheide und welche dazu führt, dass das Kopfende ausser seitlichen Zusammenhang mit dem Blastoderm kommt. Sobald nämlich am vorderen Ende der dort nur aus Medullarplatte und der mit dem Entoderm verschmolzenen Chordaanlagen bestehenden Keimscheibe[1] sich die erste Falte eingesenkt hat,[2] beginnt der damit ausser seitlichen Zusammenhang mit dem Blastoderm gebrachte vordere Theil ziemlich rasch nach vorn und unten vorzuwachsen (wobei hier nicht gesagt sein soll, dass die Längenzunahme des ganzen Körpers nur an diesem vorderen Ende stattfände). Dieser vordere Theil ist mehr oder minder gegen den nach hinten in der Fläche des Blastoderm gelegenen Theil des Embryonalkörpers abgeknickt (Fig. 1).

[1] Beiträge zur Entwickelung von L. agilis. *Dies Archiv.* 1882. Taf. XIV, Fig. 12.
[2] A. a. O. Fig. 6.

Dieser Abschnitt wächst nun nach vorn, bis er etwa ein Drittel des Embryonalkörpers an Länge bildet und dieser ganze nach abwärts gebogene Abschnitt bleibt vorläufig vom Entoderm auch auf seiner Rückseite überzogen (Figg. 2 u. 3).

Dann beginnt sich als zweite Krümmung zur Queraxe die Gesichtskopfbeuge oder vordere Kopfkrümmung einzuleiten; diese tritt noch vor der Bildung einer secundären Augenblase auf.

Die hintere Kopfkrümmung wird nicht sehr ausgeprägt.

Die nächste Krümmung ist eine Krümmung um die Längsaxe, etwa gleichzeitig mit der Gesichtskopfbeuge. Diese tritt zunächst im vorderen Körperende ein und zwar in demjenigen Theil, der sich bereits ausser Zusammenhang mit dem Blastoderm zu den Seiten befindet.

Dieser dreht sich so, dass seine linke Seite nach der Entodermfläche zu liegen kommt und da derselbe Abschnitt früher bereits nach unten abgebogen war, so liegt er nunmehr seitwärts von dem nach hinten noch in der Fläche des Blastoderm liegenden hinteren Körperende (Fig. 4).

Dann legt sich auch dieses allmählich auf seine linke Seite (Fig. 5) bleibt aber, was das Verhältniss zur Fläche des Blastoderm anlangt, höher liegen, als das vordere Körperende, so dass der Embryo, indem nunmehr zugleich mit der Wanderung der Allantois um das hintere Körperende sich eine Schwanzkrümmung herausbildet, etwa die Form eines Posthornes bekommt (Fig. 6). In diesem Entwickelungszustand nun erhebt sich rings um den zusammengekrümmten Embryo erst das falsche Amnion (Fig. 7, 8) und damit ist der Embryo gleichsam in einen rundlichen oder ovalen Sack gelegt, in dem er zunächst liegen bleibt, ohne sich wieder gerade zu strecken.

Wie stark diese Krümmungen bei den Reptilien weiterhin überhaupt werden können geht am besten aus der Beobachtung der Schlangenembryonen hervor, die ja in eine ganze Reihe von Windungen aufgerollt sind.

Im Folgenden sei ein Ueberblick über die Entwickelungsvorgänge gegeben, welche in Obigem dargestellt wurden.

Es war bereits früher beschrieben, dass in früher Entwickelungszeit das Mesoderm nach vorn in Gestalt zweier Flügel vorwächst, welche den Embryo seitlich umgeben und sich hinter demselben zu einer Platte vereinigen, während am Kopfende des Embryo und besonders vor diesem sich zunächst Mesoderm im Blastoderm nicht vorfindet.

Wenn dann das Mesoderm — sowohl das periphere, die Anlage des Gefässhofes, als das des Embryonalkörpers — nach vorn etwa diejenige Stelle des Blastoderm erreicht hat, bis zu welcher in früherer Zeit der

Embryonalschild sich erstreckte, senkt sich vor dem Embryonalkörper eine kurze Falte ein, welche kein Mesoderm in sich schliesst. Von dieser Stelle aus wächst nun verhältnissmässig schnell das vordere Ende des Embryonalkörpers in der Richtung schräg nach vorn und unten weiter; es nimmt gleichsam das früher vor dem Embryo gelegene mesodermfreie Stück des Blastoderm als Kopfscheide und Kopfkappe mit nach abwärts.

Durch dies Abwärtsbiegen des Kopfendes schnürt sich dies mit der dasselbe umgebenden Scheide gleichsam von dem übrigen Blastoderm ab. Jetzt nähern sich die beiden vorderen freien Enden des Gefässhofes oberhalb des nach unten abgebogenen Kopfendes einander; ehe dieselben sich jedoch mit einander vereinigen, tritt auf beiden Seiten im freien Rand je ein Hohlraum auf, der durch Mesodermspaltung bedingt ist.

Diese Räume vereinigen sich dann mit einander, und nun ist der Embryo im Flächenbild von einem geschlossenen Ring von Mesoderm umgeben. Ausgeschaltet aus diesem ist nur zunächst der nach abwärts gebogene vordere Theil des Embryo und die diesen umgebende Scheide.

In diese hinein breitet sich nun ohne Zusammenhang mit dem Mesoderm des Gefässhofes vom Stamm des Embryonalkörpers ausgehend ebenfalls Mesoderm aus. Es geht dieser Vorgang von der Umbiegungsstelle des Embryo aus in der Richtung von hinten nach vorn, nach der Spitze des Embryo hin vorwärts; man findet auf Querschnittserien an der Spitze zunächst kein Mesoderm in der Kopfscheide, und dann je weiter nach hinten, desto weiter nach oben ein solches, bis dann an der Umbiegungsstelle oder nahe vor derselben ein Zusammenhang mit dem Mesoderm des Gefässhofes sich vorfindet.

Es wächst das Mesoderm im Bereich der Kopfscheide, soweit es überhaupt in dieselbe eintritt, bereits im gespaltenen Zustand zwischen das Ectoderm und Entoderm hinein und kann man von der Dotterseite her die Stelle, an welcher sich ein solches gespaltenes Mesoderm vorfindet, wahrnehmen. Der vorher hakenförmig nach unten abgebogene und ganz aus der Fläche der Keimhäute ausgeschaltete Kopftheil kommt mit dem Blastoderm wieder in Zusammenhang durch das Vorschreiten des Mesoderm innerhalb desselben von der Umbiegungsstelle des Embryo aus. Die Spitze des Embryo an derjenigen Stelle, wo der Körper in die Kopfscheide umbiegt, war von vornherein mesodermfrei. Diese Stelle, welche erst nach vorn von der Embryonalanlage gelegen hatte, rückt mit dem hakenförmig nach unten abgebogenen Kopftheil ebenfalls nach unten; dabei kommt dieselbe zunächst gleichsam auf den Rücken dieses vorderen Embryonalabschnittes zu liegen.

Wenn dann die vorderste Spitze der Embryonalanlage mit der Anlage des Kopfdarms auf die Bauchseite zu liegen kommt, dann biegt

sich auch die mesodermfreie Stelle vor ihr mit nach der Bauchseite um und ihre Wurzel rückt mit der weiteren Ausbildung des Kopfdarmes immer weiter nach hinten, während die nach vorn von dieser Stelle gelegene Partie des Embryonalkörpers — die ganze untere Kopfhälfte — für längere Zeit mesodermfrei bleibt. Es hat daher die mesodermfreie Zone auf der Entodermseite in späterer Zeit wesentlich dieselbe Bedeutung wie der mesodermfreie Abschnitt in der Keimscheibe, den wir bei Anlage der Kopfscheide vor dieser finden.

Um nun auf die früheren Entwickelungszustände zurückzukommen, so geht die Spaltung des Mesoderm dann verhältnissmässig schnell in der Richtung von vorn nach hinten weiter. Gleichzeitig damit rückt auch die vordere Amnionfalte nach hinten, dabei findet sich eine seitliche Amnionfalte jetzt nur unmittelbar hinter dem freien Rande der Kopfscheide vor (vergl. Fig. 2); eine eigentliche seitliche Amnionfalte kommt (abgesehen von der ursprünglich halbmondförmigen Anlage der Kopfscheide) erst zu Stande, wenn die vordere Falte bis nahezu über das letzte Ende des Markrohrs nach hinten gerückt ist; es erhebt sich dann auch eine kurze Schwanzscheide und etwa oberhalb derjenigen Stelle, an welcher auf der Entodermseite der Canalis neurentenicus nach der Darmrinne ausmündet, bildet sich ein stets deutlicher Amnionnabel, der sich ebenfalls bald schliesst.

Eine Raphe an derjenigen Stelle, an welcher der Schluss des Amnion von den Seiten her stattgefunden habe, fällt im Flächenbild nicht auf.

Es sind also hier, wie sonst, zwei Abtheilungen des Amnion zu unterscheiden, nämlich eine solche, an welcher ein seitlicher Verschluss der Ectodermlage zu Stande kommt, und eine solche, bei der die Ectodermlage als bereits geschlossene Membran von vorn her über das Kopfende gleichsam herüber gestülpt wird. Da dies letztere der Fall ist überall nach vorn von derjenigen Stelle, an welcher das vordere Ende des Embryo aus der Umgebung des Blastoderm abgeschnürt ist, so ist ein grösserer vorderer Abschnitt des Embryonalkörpers zu dieser Zeit mit einer solchen von der Kopfscheide herrührenden vorderen Amnionfalte versehen. Auf solche Weise entstanden sind auch die Bilder wie Fig. 31 anzunehmen, bei welchen man eine geschlossene und freie Kopfscheide vorfindet, während die Hautplatte nur eine geringe oder gar keine Erhebung zeigt.

Von dem ähnlichen Vorgang bei den Embryonen der höheren Thierklassen unterscheidet derselbe sich hier durch eine grössere Ausbreitung.

Zugleich bezeichnet uns derselbe in früher Entwickelungszeit auch die Stelle, bis zu welcher sich, in unmittelbarem Anschluss an die früheste Einsenkung der Kopfscheide, das Entoderm mit über den Rücken des Embryo herübergeschlagen ist.

Die Kopfkappe, welche ursprünglich der Kopfscheide fest anliegt, wird



nun mit der Zunahme der Mesodermspaltung von dieser gleichsam ab- und aus dem Winkel zwischen Kopf und Blastoderm herausgedrängt.

Das vordere, freie Ende des Embryo macht dann den Beginn mit der Lagerung des Embryo auf die linke Seite. Während das hintere Körperende noch platt auf dem Dotter liegt, beginnt das vordere sich seitwärts zu biegen. Dabei ist nun zu bemerken, dass es sich gleichsam innerhalb der Kopfscheide dreht, so, dass deren noch mesodermfreier Theil, der früher nach unten von dem Embryo lag, jetzt nach unten liegen bleibt und damit also auf die Seite des Embryonalkopfes zu liegen kommt. Dies ist dann die mesodermfreie Zone, im wesentlichen, wie gesagt, dasselbe, wie der früher vor dem Kopfende des Embryo gelegene mesodermfreie Theil.

Wenn man das Verhältnis der Lagerung des Embryonalkörpers auf die Seite zu den Keimhäuten, speciell die Wirkung auf die Entwickelung des Amnion, genauer darstellen will, so ist es am angemessensten, wenn man 3 Abtheilungen des Embryonalkörpers unterscheidet:

1. den am weitesten nach vorn gelegenen, der ohne seitlichen Zusammenhang in den Keimhäuten wie in einem Ueberzug liegt. Dieser dreht sich einfach innerhalb dieses Ueberzuges auf die Seite, während der Ueberzug seinen Platz behält. Der Effect hiervon ist, dass derjenige Theil des Embryonalkörpers der vorher zur linken Seite gelegen nunmehr unten aus der an dieser Stelle mesodermfreien Keimscheibe wie aus einem Ring heraus sieht. Es erläutern diesen Vorgang einmal die ganzen Figg. 3, 4, 5 besonders die beiden letzteren und noch besser die Querschnitte Fig. 29, 30, Fig. 33 und Fig. 39, 40. Während in Fig. 29, 30 der Embryonalkörper fast senkrecht in der Kopfscheide steht, liegt er in Fig. 33 und mehr noch in Fig. 34 bei unveränderter Stellung der Kopfscheide schräg bis schliesslich fast horizontal.

2. Den nach hinten von dem eben besprochenen gelegenen Abschnitt, an welchem bei Eintritt der Drehung bereits die Falten geschlossen waren, aber in seitlichem Zusammenhang mit den Urwirbelplatten standen. Hier wird die vorhandene Falte der Keimhäute mitgedreht, wie man aus der Umlagerung der früher oben gelegenen Schlussstelle der Hautplatten beobachten kann; zugleich damit kann eine geringe Umlagerung von Haut- und Darmfaserplatte vorkommen. Ein Beispiel hierfür liefert Fig. 24.

3. Es findet die Drehung statt an einer Stelle, an welcher noch kein Verschluss der Amnionfalten stattgefunden hat, während die Hautplatte derselben seitlich ebenfalls mit dem Embryonalkörper zusammenhängt. Dies kommt im Bereich des hintersten Körperendes vor. Dann richtet sich das Wachstum der Amnionfalten gleichsam nach dem Maasse der Drehung des

Embryonalkörpers, indem dann diejenige Falte, welche die sich nach oben lagernde also rechte Seite des Embryonalkörpers überdeckt, weniger wächst, während die nach unten gelegene linke im Wachsthum vorangeht; in Folge dessen bleibt trotz der Drehung des Embryonalkörpers die Schlussstelle des Amnion, der Amnionnabel, immer nach oben gelagert, die Falten dagegen werden ungleich lang. Demgemäss erscheint dann an Durchschnitten von solchen Stellen, wenn man den Embryonalkörper auf denselben in aufrechter Stellung abbildet, die Schlussstelle des Amnion seitlich gelagert. Es ist dies also am hinteren Körperende ein ähnlicher Entwickelungsvorgang, wie derselbe am vorderen Ende stattfand, es wird der Körper gedreht, während die Eihäute ihre Lage behalten, während an diesen der einmal oben gelegenen Theil auch oben liegen bleibt. Es ist dann nur das Bild insofern ein anderes, als an der einen Stelle die Keimhäute seitlich mit dem Körper zusammenhängen an der anderen nicht.

Für die unter beschriebenen Vorgänge finden sich die Beispiele in meiner Abhandlung über Lacerta viridis.[1] Auch die von Kupffer gelieferten Abbildungen von Tropidonotus natrix[2] lassen für diese einen gleichen Vorgang erschliessen.

Um auf die Bildung der mesodermfreien Zone auf der Entodermseite zurückzukommen, so erhält sich diese verhältnissmässig lange. Dieselbe liegt stets unmittelbar vor der Wurzel von Kopfscheide und Kopfkappe; im Anfang, wenn die Darmfaserplatte noch wenig Gefässe enthält, ist sie weniger leicht sichtbar; sie tritt um so deutlicher hervor, je weiter die Entwickelung der Gefässe vor sich geht; denn dann setzt sich immer besser die gefässlose Stelle gegen die umgebenden dicken gefässhaltigen Membranen ab, am deutlichsten wird dies nach und durch die Entwickelung eines Randgefässes in der Darmfaserplatte, welches die hintere und nach dem Rücken zu gelegene Partie der mesodermfreien Zone begrenzt.

Es nimmt die mesodermfreie Zone zunächst an absoluter Grösse zu. Wenn man die Figg. 4, 5, 6 vergleicht, so fällt auf, dass bei dem älteren Embryo eine entschieden grössere Stelle unbedeckt von Mesoderm ist, als bei dem jüngeren. Bei beiden ist die ganze Hälfte des Kopfendes und der Embryonalkörper bis zur vorderen Darmpforte frei und um so viel dies bei dem älteren Embryo grösser ist, um so viel ist auch die mesodermfreie Zone grösser.

In dem weiteren Fortschreiten der Gesammtentwickelung des Embryo nimmt dann die mesodermfreie Zone ab; es bleibt später eine, je nach der Entwickelung des Embryo verschieden grosse Stelle noch frei, welche aber

[1] *Dies Archiv.* 1883. Taf. XIV.

[2] *Dies Archiv.* 1882. Taf. II.

immer nahe der Wurzel des Amnion gelegen ist, also relativ immer noch derjenigen Stelle entspricht, an welcher von Anfang der Entwickelung des Gefässhofes an kein Mesoderm vorhanden war.

Das Kleinwerden der mesodermfreien Zone kommt dann, wie aus den Querschnitten durch diese Stelle des Embryo hervorgeht, dadurch zu Stande, dass die schlingenförmig am Rande der Zone in einander übergehende Haut- und Darmfaserplatte einander immer mehr entgegenkommen. Auf diese Weise kommt endlich ein völliger Verschluss zu Stande. Damit würde dann auch der Dottersack in seinen oberen Theilen eine Wand erhalten haben, welche eine ununterbrochene Lage der Darmfaserplatte trägt, während bis dahin immer eine Lücke in der Darmfaserplatte vorhanden war.

Auf die mit diesem Vorgang Hand in Hand gehende Entwickelung des Gefässhofes will ich an dieser Stelle nicht weiter eingehen, da dieselbe oben bereits genügend behandelt ist.

Dagegen möge noch ein Vergleich mit den entsprechenden Entwickelungsvorgängen beim Hühnerembryo sich anschliessen.

Ein solcher ergiebt einzelne nicht unwesentliche Abweichungen. Es mögen hier zunächst diejenigen berücksichtigt werden, welche sich speciell auf die Bildungen am vorderen Ende der Embryonalanlagen beziehen. Die Unterschiede, welche wir hier vorfinden, laufen zum grösseren Theil im wesentlichen darauf hinaus, dass bei Lacerta die Bildung der Kopfscheide eine sehr frühe und ausgedehnte ist und dass dagegen die Anlage des Kopfdarmes zurücktritt, während beim Vogelembryo die Anlage des Kopfdarmes derjenigen der Kopfscheide sowohl der Zeit wie der Ausdehnung nach vorangeht. An einem mir vorliegenden Hühnerembryo von vier Urwirbeln findet sich bereits ein Kopfdarm vor, während eine Kopfscheide über der Embryonalanlage noch überhaupt nicht vorhanden ist. Ein Embryo von neun Urwirbeln mit schlauchförmigem Herz, Beginn der primitiven Augenblasen, zeigt noch eine kaum nennenswerthe Ausdehnung der Kopfscheide. Bei einem noch ältereren Embryo von etwa siebzehn Urwirbeln, bei welchem die primitiven Augenblasen völlig angelegt waren, hatte die Kopfscheide eine Grösse, welche nach hinten eben über den Bereich der primitiven Augenblase herausreichte. Solche Präparate findet man bei Lacerta nicht. Es legt sich hier zunächst die Kopfscheide an, ohne dass man einen Kopfdarm vorfindet, sodann breitet sich das vordere Körperende ziemlich schnell unterhalb dieser Kopfscheide und von ihr bedeckt in der Richtung schräg nach vorn und unten aus. Bei einem Embryo z. B., welcher noch einen so kurzen Kopfdarm besitzt, dass noch keine Herzanlage in demselben wahrnehmbar ist, überzieht die Kopfscheide bereits die Hälfte des etwa $1 \cdot 5^{mm}$ an Länge betragenden Embryonalkörpers. Indem nun einerseits innerhalb dieses nach vorn wachsenden Körperendes das Mesoderm seitlich

über den Bereich des Körpers nicht herausreicht, und andererseits das Entoderm sich vorläufig eben so weit über den Rücken des Embryonalkörpers hin ausbreitet, als das Ectoderm, so wird dadurch der ganze vordere Theil ausser seitlichen Zusammenhang mit den Keimhäuten gebracht und ragt hakenförmig gegen den Dotter herunter. Für diesen Vorgang in so früher Entwickelungszeit finde ich beim Hühnerembryo eigentlich gar keinen Vergleichspunkt.

Bei einer derartigen Verschiedenheit müssen auch die Durchschnitte sehr verschiedenes Aussehen darbieten; wenn man beim Hühnerembryo Durchschnitte durch das Kopfende bekommt, auf welchem sich bei schon verschlossenem Kopfdarm noch keine Spur einer Amnionfalte findet, wie mir solche vorliegen und wie wir dieselben etwa in Fig. 39 von Kölliker's Grundriss der Entwickelungsgeschichte finden, so ergiebt ein Vergleich mit Lacerta, dass hier solche Bilder nicht vorkommen können. Hier findet man an gleicher Stelle entweder eine geschlossene Kopfscheide ohne irgend eine Andeutung von Kopfdarm (Fig. 17) oder zugleich mit dem geschlossenen Kozfdarm auch eine geschlossene Kopfscheide (vergl. Fig. 24 etc.).

Ein weiterer Unterschied zwischen Huhn- und Eidechsenembryo beruht auf dem Verhältniss des Schlusses der Leibeshöhle zum Schluss des Darmes; während beim Huhn auf Durchschnitten, welche einen geschlossenen Kopfdarm aufweisen, noch keine Andeutung auf einen demnächstigen Schluss der Hautplatte und des Hornblattes auf der ventralen Seite hinweist, lehrt die Querschnittserie, von welcher die Figg. 24—28, sowie noch mehr 34—38 genommen sind, dass bei Lacerta auf den Schluss des Vorderdarmes sehr rasch der Schluss der Leibeshöhle erfolgt. Während auf dem einen Querschnitt sich noch offene Darmrinne findet, und der zweite, auf diesen nach vorn folgende, den Schluss vom Entoderm zeigt, kann man dicht hinter dieser Stelle das Hornblatt und die Kopfscheide bis auf die ventrale Fläche des Körpers reichen und noch einen Durchschnitt weiter die Leibeshöhle geschlossen finden, wenn auch vielleicht nicht in allen Fällen gerade so unmittelbar Schluss des Darms und der Leibeshöhle einander folgen.

Durch dieses frühe Abwärtswachsen vom Hornblatt und die frühe Abschnürung wird zugleich das vordere Körperende so sehr früh gänzlich aus dem seitlichen Zusammenhang mit den Keimhäuten ausgeschaltet, oder vielmehr das schon vorher nach unten abgebogene vordere Ende bekommt sehr bald einen nach allen Seiten frei um dasselbe gelagerten Ueberzug.

Auch in der Entwickelung einzelner Organe am vorderen Körperende kommen Abweichungen vor. So treten beim Hühnerembryo die primitiven Augenblasen in früher Zeit weit mehr hervor, als dies beim Eidechsenembryo der Fall ist. Bei ersterem sind dieselben deutlich entwickelt, noch

ehe die Gesichtskopfbeuge sich einzuleiten beginnt, während bei der Eidechse dieselben eigentlich erst mit dem Beginn dieser sich etwas mehr abzusetzen beginnen.

Auch kommt bei Lacerta vor dem Beginn der Gesichtskopfbeuge eigentlich keine erhebliche Erweiterung des Vorderendes des Centralnervensystems vor.

Auf die durch diese Verschiedenheit bedingten Unterschiede in der Bildung des Herzens will ich hier nicht weiter eingehen, da diese eine besondere Darstellung erfahren wird.

Dass die Bildung des Amnion bei Lacerta eine andere ist, als beim Huhn, ist bereits oben erwähnt.

Da ein grösserer Theil desselben von oben her über das Kopfende herübergezogen wird, und der übrig bleibende nur eine geringere Ausdehnung hat, so kommen auch nur in einem verhältnissmässig kleinen Bezirk die eigentlichen seitlichen Amnionfalten zur Ausbildung. Da ausserdem an dem hinteren Körperende die Drehung dieses auf die Seite zu einer Zeit zu Stande kommt, in welcher das Amnion an dieser Stelle noch nicht geschlossen ist, so wird hierdurch ein ungleichmässiges Wachsthum der Falten bedingt, weil die Verschlussstelle stets nach oben gelagert bleibt.

Beim Hühnerembryo von etwa 30 Urwirbeln, bei welchem das Amnion bis auf eine geringe Partie über dem hinteren Körperende geschlossen ist, liegt dieses nicht seitlich, sondern fast ebenso platt wie früher. Deshalb erscheint auch auf dem Durchschnitt das Amnion als aus zwei gleich hohen Falten gebildet. Schiefe Falten in so erheblicher Weise, wie bei Lacerta, habe ich nicht beobachtet.

Auch in der Bildung des falschen Amnion finden sich nach Art und Zeit der Entwickelung Unterschiede. Während wir beim Hühnerembryo noch vor dem gänzlichen Schluss des eigentlichen Amnion und diesem eng anliegend die Falten der Darmfaserplatte und des Entoderm vorfinden, vermochte ich in dieser Zeit bei Lacerta einen solchen Vorgang nicht festzustellen. Erst nach völligem Schluss des Amnion kommt bei dieser rings um den alsdann ziemlich stark gekrümmten Embryo eine Erhebung der Darmfaserplatte und des Entoderm vor, welche zur Einhüllung des Embryo wie in einen Sack führt und deshalb als falsches Amnion bezeichnet wurde.

Die Anlagen der Gefässe werden beim Hühnerembryo in verhältnissmässig früherer Zeit der Entwickelung im Flächenbilde unterscheidbar, und ausserdem treten auch in späterer Zeit die einzelnen Stämme beim Huhn klarer hervor, als dies bei Lacerta der Fall ist.

Dass auch die Ausbreituug des Mesoderm in seinen vorderen Abschnitten bei Lacerta eine andere sein muss, als dies beim Hühnerembryo

der Fall, geht aus den oben mitgetheilten Angaben bereits hervor. Dem sei hier zugefügt, dass eine mesodermfreie Zone auf der Entodermseite unterhalb des Kopfendes, wie dieselbe in den beigegebenen Embryonen von Lacerta abgebildet ist, beim Huhn und auch bei der Gans in späteren Stadien nicht vorkommt. Bei einem Embryo von etwas mehr als dreissig Urwirbeln findet sich, wenn man den Embryo von der Dotterseite her betrachtet, über dem Kopfende überall eine stark gefässhaltige Darmfaserplatte ausgebreitet.

In etwas früherer Zeit dagegen findet man an Flächenbildern bei Loupenvergrösserung, wie dies auch von den Autoren beschrieben wird, eine gefässlose Stelle vor und unter dem vorderen Körperende.

Bei einem mir vorliegenden Hühnerembryo, bei welchem die Gesichtskopfbeuge etwa zu einem rechten Winkel vorgeschritten ist, scheint die gefässhaltige Platte von unten her den vorderen Theil des Kopfendes, soweit derselbe umgebogen ist, nicht zu überziehen, sondern liegt diese noch frei.

Bei älteren Embryonen dagegen ist, wie erwähnt, das Kopfende unten überall von der Dampffaserplatte bedeckt.

Dies möge vorläufig an Unterschieden zwischen Lacerta und Huhn bez. Gans genügen.

Es folgt hier nur noch eine kurze Zusammenstellung der im Obigen enthaltenen Beobachtungen über Lacerta agilis:

1. Der Gefässhof, von den beiden Seiten des Embryonalkörpers und neben diesem nach vorn wachsend, vereinigt sich über dem nach unten umgebogenen Kopfende zu einer einzigen ovalen Scheibe.

2. Die Spaltung des Mesoderm desselben wird im Flächenbilde noch vor dieser Vereinigung in den vorderen Rändern des Gefässhofes sichtbar.

3. Das Amnion wird in einem grösseren vorderen Abschnitt ohne seitliche Faltung seiner Ectodermlage durch Wachsthum von vorn nach hinten gebildet.

4. Das falsche Amnion legt sich erst nach Schluss des eigentlichen Amnion um den dann stark gekrümmten Embryonalkörper herum an, diesem nicht unmittelbar anliegend.

5. Dem Ectoderm der Kopfscheide liegt bei seiner Anlage das Entoderm auch über dem Rücken des Embryonalkörpers eng an.

6. Unmittelbar nach vorn von der Wurzel der Kopfscheide findet sich für längere Zeit der Entwickelung kein Mesoderm, weder Haut- noch Darmfaserplatte vor. Auf dem Querschnitt erscheint der Embryo an dieser „mesodermfreien Zone“ nur von Ectoderm und Entoderm überzogen. An

den Rändern der Zone gehen Haut- und Darmfaserplatte unmittelbar und schlingenförmig in einander über. Die mesodermfreie Zone auf der Entodermseite entspricht im Wesentlichen derjenigen Stelle des Blastoderm, die vor und bei Einsenkung der Kopfscheide unmittelbar vor dieser gelegen ist. Diese rückt gleichsam mit Einsenkung der Kopfscheide auf den Rücken und mit Umbiegung der Kopfdarmanlage auf die Entodermseite des Embryo.

7. Der Kopfdarm wird erst nach Bildung der Kopfscheide angelegt. Dicht hinter der Stelle, an welcher er sich schliesst, schliesst sich auch von oben her das Hornblatt zu einem Ring, so dass der Embryonalkörper an dieser Stelle völlig frei innerhalb der Keimhäute liegt. Dabei lösen sich Haut- und Darmfaserspalte vor Abschnürung der letzteren im Zusammenhange seitlich ab, um dann den eben erwähnten schlingenförmigen Uebergang in einander zu bilden. Später findet ein Schluss der Mesodermschlingen ventralwärts vom Kopfende des Embryo statt. Von dem Schluss des Amnion unterscheidet sich dieser dadurch, dass dort zwei Lagen von Hautplatte sich von einander abschnüren, während hier eine Abschnürung der Hautplatte von der Darmfaserplatte stattfindet.

8. Bei der Drehung des Embryo auf die linke Seite dreht sich das freie Kopfende innerhalb der Eihäute, welche ihre Lage beibehalten; da, wo schon geschlossenes Amnion vorhanden ist, das seitlich mit dem Embryonalkörper zusammenhängt, also in der Mitte des Körpers, dreht sich das Amnion mit; am Schwanzende, wo das Amnion noch nicht geschlossen ist, tritt ein ungleichmässiges Wachsthum der Falten ein, so zwar, dass die rechte (obere) Falte im Wachsthum zurückbleibt, während die linke (untere) rascher wächst, so dass trotz Drehung des Embryonalkörpers der Amnionschluss in der Fläche der Keimhäute stattfindet.

9. Ein ähnlicher Vorgang kann beim Schluss des Darmes und der Leibeshöhle vorkommen, bei welchen die Schlussstelle dadurch seitlich in der Darm- und Leibeshöhlenwand zu liegen kommen kann, dass bei Schieflage des Embryonalkörpers der Schluss gerade nach unten erfolgt.

10. Der Keimwall ist als Ort der Mesodermbildung auszuschliessen.

Figurenerklärung.

Die Figg. 1—7 sind bei Vergr. 17/1, die Fig. 8 bei Vergr. etwa 12/1 gezeichnet, Figg. 9—43 etwa 45/1. Die Zeichnung der ganzen Embryonen verdanke ich der Güte des Hrn. Prof. Wagener, die Zeichnungen der Durchschnitte habe ich selbst angefertigt.

Fig. 1. Embryo mit noch nicht vollständig vor dem Kopfende abgeschlossenem Gefässhof und beginnender Spaltung des Mesoderm. Letzteres erscheint in Gestalt zweier Blasen rechts und links neben dem Rande der Kopfscheide. An derjenigen Stelle in der Medianlinie, an welcher das Mesoderm in der Kopfscheide noch fehlt, reicht das Entoderm der Kopfkappe eben so weit über den Rücken des Embryo, wie das Ectoderm der Kopfscheide, dem es eng anliegt. Die Rückenfurche, hinten sich verbreiternd, setzt sich in die kurze Gabel fort, welche den oberen Eingang des Canalis neurentericus darstellt. Urwirbel sind in diesem Entwickelungstadium vorhanden, traten aber an dem vorliegenden Exemplar nicht deutlich hervor und sind deshalb in der Zeichnung weggelassen. Am Rande des Gefässhofes legt sich ein Kranz von Blutinseln an.

Fig. 2. Etwas ältere Embryo. Am hinteren Ende beginnt die solide Allantois im Flächenbilde sichtbar zu werden, ist aber von dem Endwulst noch nicht getrennt. Ueber dem stark nach unten abgebogenen Kopfende haben sich von den Seiten her die beiden Mesodermblasen vereinigt; dieselben lassen vor sich noch einen tiefen Ausschnitt frei. Weder eigentliche seitliche, noch hintere Ammionfalten sind vorhanden.

Fig. 3. Embryo aus ganz ähnlicher (höchstens um ein ganz Geringes späterer) Entwickelungszeit von der Entodermseite her (der zur Abbildung verwandte Embryo war sonst durchaus normal entwickelt, erschien nur im Verhältniss zu ähnlichen gleichalterigen ziemlich klein). Der hakenförmig nach unten abgebogene Kopf, der bereits ein wenig auf die linke Seite umgelegt ist, wird beiderseits von einer Blase von Mesoderm eingefasst. Diese hat ihre Wurzel an dem Eingang des kurzen Kopfdarmes und reicht nach vorn etwa bis zur Hälfte des bis dahin angelegten Kopftheiles, so dass das vorderste Ende des Kopfes nur von einer feinen, in der Figur durch eine dunkle Linie markirten Lage von Ectoderm und Entoderm überzogen ist. Bei der schiefen Lage des Kopfendes erscheint der linke (von der Embryonalanlage gerechnet) Mesodermhohlraum etwas vor das Kopfende gezogen, während der rechte hinter demselben gelegen ist. An dem hinteren Ende der Embryonallage erscheint vor dem knopfförmigen Endwulst die untere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus, hinter derselben als kurzer Anhang die Allantoisanlage.

Fig. 4. Embryo mit völlig gespaltenem Mesoderm von der Entodermseite her gezeichnet. Dadurch, dass die in Fig. 2 durch einen Ausschnitt theilweise noch von einander getrennten Blasen sich gänzlich an einander gelegt haben, ist ein den ganzen Embryo gleichmässig umschliessender, ovaler Gefässhof hergestellt. Das Mesoderm desselben ist in seiner ganzen Ausdehnung gespalten. Nach vorn von der vorderen Darmpforte ragt das Kopfende, das nunmehr nahezu völlig auf der linken Seite liegt, aus einer scharfrandig umgrenzten Lücke des Mesoderm (der mesodermfreien Zone) hervor. Es ist an dieser Stelle nur überzogen von Ectoderm und Entoderm. Die noch solide Allantois setzt sich am hinteren Körperende deutlich ab; am vorderen Rand des Endwulstes mündet der Canalis neurentericus. Der Gefässhof reicht nach aussen noch nicht bis zum Keimwall, sondern es befindet sich zwischen beiden noch eine nicht überall gleich breite intermediäre Zone, welche auf dem Ausschnitt nur einschichtiges Ectoderm und Entoderm zeigt. Die Blutinseln sind im hinteren Rande des Gefässhofes am zahlreichsten und nehmen, je weiter nach vorn, desto mehr ab.

Fig. 5. Embryo mit fast völlig ausgebildetem Gefässhof. Die intermediäre Zone ist ganz schmal und breitet sich nunmehr das Mesoderm des Gefässhofes fast bis zum Keimwall aus. Im Bereich der früheren intermediären Zone erscheint es vorläufig noch ungespalten, während es im Bereich der ursprünglichen Anlage des Gefässhofes am erhärteten Object eine Blase darstellt, deren äusserer Rand derjenigen Stelle entspricht, an welcher demnächst Darmfaserplatte und Entoderm sich zum falschen Amnion in die Höhe schlagen. Der Embryo selbst liegt gänzlich auf der linken Seite (die Abbildung ist von der Entodermseite her angefertigt) und ergiebt ein Vergleich mit Fig. 4 die Zunahme in der Grösse der mesodermfreien Zone. Dieselbe erstreckt sich von der Wurzel des schon erheblich verlängerten Kopfdarmes nach vorn unter dem ganzen vorderen Körperende entlang. Die untere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus ist in dieser Zeit im Flächenbilde nicht mehr sichtbar, da sie durch die Wand des sich bildenden Hinterdarmes verdeckt wird. Die Allantois besitzt jetzt einen Hohlraum, liegt jedoch noch hinter dem Schwanzende. Der Gefässhof endet nach aussen noch in Blutinseln und besitzt kein eigentliches Randgefäss. Die Gefässe sind angegeben in der Art und Weise, wie dieselben am erhärteten Object, wonach die Zeichnung angefertigt wurde, erscheinen.

Figg. 6—8 stellen drei Embryonen späterer Entwickelungszeit dar, welche von der Entodermseite her abgebildet sind, um das Verhalten der mesodermfreien Zone darzulegen. Es ergiebt sich aus denselben, wie diese allmählich relativ kleiner wird, d. h. einen immer grösseren Abschnitt des Embryonalkörpers bedeckt, indem ihr nach hinten gelegener Rand in der Richtung von hinten nach vorn sich über den Rücken des Embryonalkörpers herüber kopfwärts verschiebt. In Figg. 7 und 8 liegt der Embryo in einer Blase, welche von dem falschen Amnion gebildet wird. Der Gefässhof würde jetzt bis zum Keimwall reichen.

Fig. 9. Mittlerer Längsschnitt durch das Vorderende eines Embryo von Fig. 1. Derselbe zeigt nur den Boden der noch offenen Rückenfurche und unter dieser das Vorderende der Chorda, das hier keinen freien Entodermüberzug besitzt. Die Zellen des ersteren gehen unmittelbar in die Kopfscheide, die der letzteren ebenso in die Kopfkappe über. Zwischen Kopfscheide und Kopfkappe kein Mesoderm.

Fig. 10. Schnitt durch einen ebensolchen Embryo seitlich von der Medianlinie, derselbe hat die Seitenwand des Rückenmarkes, weiter hinten die Urwirbel getroffen.

Entsprechend der makroskopisch sichtbaren Blase liegt zwischen Kopfende und Kopfkappe, den dreieckigen Hohlraum zwischen beiden ausfüllend und demselben dicht anliegend, eine Lage Mesoderm. Die beiden, dem Ectoderm anliegenden Seiten des Dreiecks gehören der Hautplatte an, die dem Entoderm anliegende der Darmfaserplatte.

Fig. 11. Schnitt aus derselben Serie seitlich durch das Blastoderm, um die Ausbreitung des Mesoderm dort zu zeigen. Es ist in dieser Figur der bei 9 und 10 fortgelassene Rand des Blastoderm nach vorn bis zum Keimwall angegeben. Die Partie rechts, wo der Durchschnitt dreischichtig erscheint, entspricht der Stelle, an der in Figg. 9 und 10 der Embryonaldurchschnitt liegt.

Figg. 12—16. Fünf Querschnitte durch das vordere Ende eines etwa gleichalterigen Embryo.

Fig. 12. Die Kopfscheide, von welcher nur die Umrisse gezeichnet sind, liegt ausser Zusammenhang mit dem peripheren Blastoderm, dieses besteht aus Ectoderm und Entoderm, zwischen welchen zwei, nicht bis zur Medianlinie reichende Schlingen von Mesoderm gelagert sind. Diese reichen auf

Fig. 13 bereits weiter nach der Mittellinie hin, berühren sich jedoch nicht. Der Durchschnitt durch das Kopfende (der nur schraffirt ist) liegt dem Blastoderm an, besitzt eine geschlossene Kopfscheide, das Entoderm um denselben hängt nach oben mit dem Entoderm des Blastoderm zusammen.

Fig. 14 enthält einen Durchschnitt, auf welchem sich ein kleines Kopfdarmlumen vorfindet. Das Entoderm biegt seitlich in das Entoderm des Blastoderm um.

Fig. 15 zeigt am oberen inneren Winkel der beiden Mesodermhohlräume einen kurzen, einzelligen Verbindungsstrang zwischen denselben, der untere Winkel reicht schlingenförmig neben dem Ectoderm der Kopfscheide herunter, ohne mit dem Mesoderm des Embryonalkörpers zusammenzuhängen. Ein solcher Zusammenhang ist auf

Fig. 16 vorhanden, während hier die oberen inneren Winkel des Mesodermhohlraumes wieder weiter von einander abstehen. Das Bild ist ein von dem gewöhnlichen Verhalten nicht mehr abweichendes.

Figg. 17—21. Fünf Querschnitte durch das vordere Ende eines Embryo, der noch keine Kopfdarmanlage besitzt. Derselbe ist ein wenig jünger, als der in voriger Serie beschriebene, sein Mesoderm aber weiter ausgebreitet. Bei den Figg. 17—20 ist dabei die Fläche des Blastoderm in der Zeichnung fortgelassen.

Fig. 17. Schnitt durch die noch offene Rückenfurche. Als Fortsetzung des Hornblattes schlägt sich die Kopfscheide als geschlossene Lage über das Kopfende herüber. Dieselbe wird nach aussen umgeben von einer ihr unmittelbar anliegenden Lage von Entoderm der Kopfkappe, welche sich, wie auch aus dem Längsschnitt Fig. 9 hervorgeht, so weit über den Rücken herüberzieht.

Fig. 18. Schnitt etwas weiter nach hinten. Zwischen Kopfscheide und Kopfkappe findet sich auf der rechten Seite des Durchschnittes eine Schlinge von Mesoderm eingeschoben. Auf



Fig. 19 beginnt sich auch von links her ein kurzer Mesodermfortsatz in die Höhe zu ziehen, der schon gespalten ist.

Fig. 20 zeigt einen noch weiter nach hinten gelegenen Schnitt, auf welchem das Mesoderm nun beiderseits schlingenförmig hoch neben der Kopfscheide in die Höhe reicht, während auch hier die Kopfkappe noch als geschlossene Lage vorhanden ist.

Fig. 21 zeigt dann einen Durchschnitt etwa von derjenigen Stelle, an welcher der Embryonalkörper von der Fläche des Blastoderm nach unten abbiegt. Das Entoderm reicht nicht mehr über dem Rücken des Embryo zusammen, während die beiden Entodermschlingen, erheblich vergrössert, in der Mitte aneinander stossen und so gleichsam ein Septum bilden, wie dasselbe in Fig. 2 an der Berührungsstelle der beiden Blasen erscheint.

Fig. 22. Querschnitt durch das Vorderende eines ähnlich weit entwickelten Embryo, bei welchem die beiden Mesodermschlingen einander in der Mittellinie mit ihren Spitzen berühren, noch ehe die Umbiegungsstelle in der Fläche des Blastoderm erreicht ist. Es überzieht den Kopf hier eine doppelte Scheide, deren innerer Theil aus Ectoderm und Hautplatte besteht, während der äussere von Darmfaserplatte und Entoderm gebildet wird.

Fig. 23. Querschnitt durch das Vorderende eines etwa gleichalterigen Embryo, bei welchem das Mesoderm auf der einen Seite als Schlinge bereits erheblich weit entwickelt ist, während auf der anderen dasselbe noch fehlt und hier das Entoderm der Kopfscheide noch anliegt.

Figg. 24—28. Fünf Querschnitte einer Serie von einem Embryo, welcher etwa in dem in Fig. 3 abgebildeten Entwickelungsstadium war.

Fig. 24. Durchschnitt dicht vor der vorderen Darmpforte. Die Verschlussstelle der Hautplatten des Amnion ist als kurzer Zellfortsatz noch sichtbar. Die Hautplatte des Amnion steht auf der rechten (oberen) Seite des Embryo nicht mehr mit dem Mesoderm des Stammes in Zusammenhang, sondern geht unmittelbar und schlingenförmig in die Darmfaserplatte über.

Fig. 25. Schnitt weiter nach vorn. Durch eine Falte des Entoderm, welche von oben her bis auf das Ectoderm der Kopfscheide reicht, erscheint die Höhle des Blastoderm gleichsam in zwei Abtheilungen getheilt. Die untere derselben erscheint auf dem Durchschnitt gänzlich isolirt. Man muss an der Mesodermauskleidung derselben denjenigen Theil, welcher dem Ectoderm der Kopfscheide anliegt, als Hautplatte, den dem Entoderm anliegenden als Darmfaserplatte bezeichnen. Ebenso muss man an der Mesodermlage, welche den unteren Rand der Höhle des Blastoderm auskleidet, eine mittlere Partie, der Kopfscheide anliegend, als Hautplatte, und nach aussen von dieser zwei dem Entoderm anliegende Abtheilungen als Darmfaserplatte bezeichnen.

Fig. 26 zeigt das Kopfende ganz frei innerhalb der Kopfscheide gelegen, welche mitsammt der unter ihr liegenden Blase von Entoderm überzogen wird. Dieses steht nach oben mit dem Entoderm des Blastoderm durch einen Zellklumpen in Verbindung.

Fig. 27 enthält auch diesen Zellklumpen nicht mehr, so dass die Entodermlage, die das Kopfende und den diesem anliegenden Mesodermhohlraum umgiebt, mit dem

über ihm liegenden Entoderm des Blastoderm nicht in directem Zusammenhang steht. Auf dem Körperdurchschnitt ist der Boden des in der Gesichtskopfbeuge nach vorn umgelegten Centralnervensystems getroffen.

Fig. 28. Durchschnitt nahe dem vorderen Ende des Embryonalkörpers. Das Kopfende liegt frei unter der Fläche des Blastoderm und ist nur von einem Ring von Ectoderm und Entoderm umgeben.

Figg. 29. 30. 31. Drei Querschnitte durch das vordere Ende eines Embryo, bei welchem die Kopfkappe (Entoderm) den Embryonalkörper von oben her nicht überzieht.

Fig. 29. Schnitt durch das vorderste Ende des Centralnervensystems. Die Kopfscheide umzieht als geschlossener Ring den Querschnitt des Embryonalkörpers, etwas mehr als ihre untere Hälfte wird vom Entoderm überkleidet. Das Mesoderm erscheint jederseits als Schlinge, welche beiden Schlingen sich in der Mitte nicht berühren.

Fig. 30. Schnitt etwas weiter nach hinten, welcher den Boden des sich nach vorn umbiegenden Centralnervensystems in der Fläche getroffen hat. Die Verhältnisse der peripheren Keimhäute sind ähnliche, als auf dem vorigen Schnitt. Aus der Lage des Durchschnittes des Kopfendes innerhalb des Ectodermringes der Kopfscheide ist ersichtlich, dass eine Drehung des Kopfendes auf die Seite an diesem Embryo noch nicht stattgefunden hat.

Fig. 31. Schnitt kurz vor dem freien Rande der Kopfscheide. Die Ectodermlage dieser ist geschlossen und ausser Zusammenhang mit dem Ectoderm des Blastoderm. Das Mesoderm zu beiden Seiten gespalten. Nur links bereits eine kurze Falte der Hautplatte zur Bildung des Amnion.

Fig. 32. Längsschnitt durch das Vorderende eines Embryo mit nach oben geschlossenem Centralnervenrohr. Es ist nur die vorderste Spitze des Embryo in der Zeichnung ausgeführt, da nur diese bei der Krümmung des Embryo genau längs getroffen wurde. Ein Vergleich mit Fig. 9 ergiebt die Ausbreitung des Mesoderm zwischen Kopfscheide und Kopfkappe. Dasselbe ist auch hier über der Spitze des Embryo noch nicht vorhanden.

Fig. 33. Querschnitt durch das Vorderende eines etwas älteren Embryo. Der Schnitt geht durch das vorderste Ende der Kopfdarmhöhle, er trifft das Centralnervensystem zweimal, einmal das geschlossene Markrohr und ausserdem das mit der Gesichtskopfbeuge nach vorn umgebogene vorderste Ende desselben. Der Durchschnitt durch den Embryonalkörper ist umgeben von einem allseitig geschlossenen Ringe von Ectoderm. Diesen überzieht nach unten etwa zur Hälfte das Entoderm, während die obere Hälfte von gefässlosem Mesoderm — Hautplatte — überkleidet wird, welches sich nach aussen unmittelbar in die gefässhaltige Darmfaserplatte fortsetzt.

Figg. 34—40. Sieben Durchschnitte durch das Vorderende eines Embryo, der etwas weiter entwickelt ist, als der in Fig. 4 abgebildete, da derselbe bereits eine Herzanlage enthält. Figg. 34—38 sind auf einander folgende Durchschnitte.

Fig. 34. Querschnitt unmittelbar vor der vorderen Darmpforte. Hautplatte und Hornblatt ebenso wie Darmfaserplatte und Entoderm bilden rechts längere Falten als links, um bei der Schieflage des Embryonalkörpers eben so weit abwärts reichen zu können.



Fig. 35. Schluss des Darmrohres direct nach unten, daher an der seitlichen Darmwand. Rechts ist seitlich eine Vereinigung von Haut- und Darmfaserplatte eingetreten, dadurch Beginn der Leibeshöhlenbildung.

Fig. 36. An der Abgangsstelle der rechten Amnionfalte hat sich die Hautplatte mit der Darmfaserplatte im Zusammenhang losgelöst und weicht seitlich ab. Dadurch kommt das Ectoderm des Amnion neben das Entoderm zu liegen.

Schluss der Leibeshöhle ebenfalls seitlich an der gleichen Stelle, an welcher der Schluss des Darmrohres stattfand, zunächst nur Mesodermverschluss. Herzanlage, an welcher das Endothel nicht gezeichnet.

Fig. 37. Das Hornblatt umwächst von rechts den Durchschnitt durch den Embryonalkörper weiter, welcher dadurch immer mehr abgeschnürt wird. Vorderste Spitze des Centralnervensystems mit getroffen, innerhalb des Amnion frei gelegen.

Fig. 38 zeigt den Embryonalkörper nahezu völlig von dem Hornblatt umwachsen. Nur an einer kleinen Stelle hängt das Mesoderm der Leibeshöhlenwand mit der Hautplatte des Amnion und der Darmfaserplatte noch zusammen. Wenn, wie die nach vorn folgenden Schnitte zeigen, auch an dieser Stelle noch die Loslösung des Mesoderm und der Schluss des Hornblattes eintritt, erhält man ein Bild wie in

Fig. 39. Querschnitt, welcher, entsprechend Fig. 27, durch das Vorderende des Kopfdarmes führt (die Chorda unterhalb des Rückenmarkes ist hier als an ihrer Umbiegungsstelle nicht deutlich). Ein Vergleich mit Fig. 27 lehrt, dass die Uebergangsstelle von Haut- und Darmfaserplatte wenig weiter nach unten reicht. Ein Vergleich der Figg. 14, 30, 33 und 39 zeigt die Art und Weise, wie der Embryonalkörper sich innerhalb der Eihäute dreht, während unter ihm die mesodermfreie Zone stets ihren Platz beibehält und demgemäss immer andere Theile des Embryonalkörpers die Stelle hinter ihr einnehmen.

Fig. 40. Querschnitt durch das vorderste Ende des Centralnervensystems. Die Hautplatte bildet an dieser Stelle einen geschlossenen Ring, hängt aber an dem unteren Rande dieses mit der Darmfaserplatte noch zusammen.

Fig. 41. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Embryo, wie der in Fig. 4 abgebildete, um die Ausbreitung des Gefässhofes darzustellen. Das Mesoderm ist völlig gespalten, reicht aber, wie schon aus dem Flächenbilde ersichtlich, nicht bis zum Keimwall, sondern ist von diesem durch die intermediäre Zone getrennt, welche auf dem Durchschnitt als nur aus Ectoderm und Entoderm bestehend erscheint.

Fig. 42. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Embryo, der etwas älter, wie der in Fig. 5 abgebildete. Derselbe zeigt im Vergleich zu Fig. 41, dass die intermediäre Zone nunmehr von einer Lage mit grossen Gefässen durchsetzten Mesoderms eingenommen wird. Das Entoderm an dieser Stelle besteht aus grossen rundlichen Zellen, während es in der Mitte von denselben kleinen Zellen gebildet wird, welche sich auch früher weiter aussen vorfanden.

Fig. 43. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Embryo, der etwa in der Mitte zwischen den in Fig. 6 und 7 abgebildeten steht. Stark vergrösserte Höhle des Blastoderm. Darmfaserplatte und Entoderm bilden die Falte des falschen Amnion. Nach aussen vor diesem, im Bereich der früheren intermediären Zone, findet sich jetzt ebenfalls ein Spaltraum im Mesoderm, der bis zum Keimwall reicht und in einem grösseren Randgefäss abschliesst.

Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens.

Von

Graf Ferdinand Spee.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität zu Kiel.)

(Hierzu Taf. V.)

Das Studium der Entwickelungsgeschichte hat gelehrt, dass die beiden Grenzblätter, das äussere und das innere Keimblatt des Embryo, nur epithelialen Bildungen den Ursprung geben. Andererseits hat sich nachweisen lassen, dass, mit Ausnahme des Urogenitalapparates, sämmtliche Epithelien des Körpers direct den Grenzblättern entstammen. Diese Erkenntniss macht es an sich schon wahrscheinlich, dass die genannte Ausnahme bloss eine scheinbare, in der Unvollständigkeit der Beobachtungen begründete sei. Die zahlreichen Untersuchungen über die erste Entstehung des Urogenitalsystems lassen auch grossentheils mehr oder weniger deutlich das Bestreben durchblicken, diese Ausnahme zu beseitigen.

Schon **Remak**[1] scheint gefühlt zu haben, dass die von ihm angenommene Entstehung der Urnieren im mittleren Keimblatte nicht gut zu der

[1] **Remak**, *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere.* Berlin 1855 (§ 146).

Die in diesem Werke niedergelegten Anschauungen zeigen, dass **Remak** sich wohl bewusst gewesen ist, dass eine gewisse Einheit in den Functionen jedem der Keimblätter vorherrschend eigen sei. Doch genügten seine Beobachtungen kaum, um eine scharfe Sonderung der übrigens neuerdings wieder bestrittenen histologischen Bedeutung der Keimblätter consequent zu begründen. Er liess ja die Gefässe der

sonst allgemein erwiesenen Entwickelung echter Drüsen aus dem äusseren und inneren Keimblatt passen wollte. Später führten Befunde an Hühnerembryonen His[1] zur Ableitung des Urnierenganges durch direkte Abschnürung aus dem Ektoderm. Während ihm gegenüber Bornhaupt[2] und Rosenberg[3] wieder für die frühere Ansicht eintraten, machte Hensen[4] Befunde, welche die direkte Abstammung der Urnieren aus dem Ektoderm bestimmt darthaten, und hat seitdem an der letzteren Entstehungsweise festgehalten.

His[5] wurde jedoch durch die nachträgliche Beobachtung, dass die von ihm für die Anlage der Urniere beanspruchte Bildung (der Zwischenstrang) zur Bildung der Ganglien verwendet wird, veranlasst, die directe Abstammung der Urnieren aus dem Ektoderm wieder in Abrede zu stellen. Statt der directen Ableitung des Urnierenganges aus dem Ektoderm setzte er nun eine indirecte, indem er dessen Material aus dem Axenstrang und diesen Axenstrang aus dem Ektoderm herleitete.[6] Dieser Anschauung schliesst sich im Wesentlichen Waldeyer[7] an. Auch von den zahlreichen späteren Untersuchern wird eine directe Abstammung der Urnierenanlage

---

Chorioidea aus dem Ektoderm entstehen, liess die Möglichkeit offen, dass auch die Gefässe des Centralnervensystems den Medullarplatten entstammen könnten, leitete die Urnieren und das periphere Nervensystem aus dem Mesoderm ab. Erst nachdem durch neue Untersuchungen von H. Müller, bestätigt von Hensen, die Herkunft der genannten Gefässe aus dem Mesoderm erwiesen, durch His (s. das folgende Citat) die Abstammung der Urnieren aus dem Ektoderm behauptet, durch Hensen auf die Wahrscheinlichkeit der einheitlichen Entstehung des ganzen Nervensystems aus dem Ektoderm hingewiesen worden war, ist es His vorbehalten gewesen, in seinem Programm: *Die Häute und Höhlen des Körpers.* Basel 1865, die scharfe histologische Rollenscheidung der drei Keimblätter mit genügender Begründung zu betonen.

[1] His, Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstockes, in M. Schultze's *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1865. Bd. I. — Auf diesen Aufsatz beruft sich His in seinem oben erwähnten Programm, welches demnach später erschienen sein muss.

[2] Th. Bornhaupt, *Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen.* Riga 1867. Dissertation.

[3] A. Rosenberg, *Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostierniere.* Dorpat 1867. — Auf diese Abhandlung beruft sich C. Kupffer, *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische.*

[4] V. Hensen, Bemerkungen über die Lymphe. *Archiv für pathologische Anatomie.* Bd. XXXVII. S. 81 Anm. — Derselbe, Embryologische Mittheilungen im *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1867. Bd. II.

[5] W. His, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes; die erste Untersuchung des Hühnchens im Ei.* Leipzig 1868. S. 119, 167.

[6] W. His, *ebenda.* S. 43, 49, 50. — Derselbe, *Unsere Körperform.* Leipzig 1864. S. 114.

[7] W. Waldeyer, *Eierstock und Ei.* Leipzig 1870. S. 114.

aus dem Ektoderm nicht zugegeben.[1] Nur in einer Abhandlung von Hensen,[2] welche die Belege zu dessen früheren Mittheilungen enthält, wird mit Entschiedenheit die Entstehung des Epithels der Urogenitalanlage durch Abschnürung aus dem Ektoderm vertheidigt und durch entsprechende Abbildungen versinnlicht. Wiewohl diese eigentlich für seine Behauptung hätten überzeugend sein müssen, hat seine Meinung sich bei der überwiegenden Menge negativer Befunde doch keine Anhänger erworben. Um so mehr freut es mich, bei embryologischen Untersuchungen, die ich unter Hrn. Professor Hensen's freundlicher Leitung im hiesigen physiologischen Institute ausführte, Entwickelungsstadien getroffen zu haben, die die directe

---

[1] Ich habe darüber die folgenden einschlägigen Abhandlungen verglichen, die mir theilweise durch Hrn. Prof. Hensen's Güte zur Verfügung standen:

A. Götte, Untersuchungen über die Entwickelung des Bombinator igneus. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1869. Bd. V.

Derselbe, Kurze Mittheilungen aus der Entwickelungsgeschichte der Unke. *Ebenda.* 1872. Bd. IX.

Oellacher, *Vortrag über die Entwickelung der Bachforelle.* Gehalten im medicinisch-naturwissenschaftlichen Vereine zu Innsbruck. 1872.

Romiti, Ueber den Bau und die Entwickelung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1873. Bd. X.

R. Kowalewsky, Bildung der Urogenitalanlage (Wolff'scher Gang) bei Hühnerembryonen. Warschau 1875. (Russisch.) — Mir war bloss der Bericht darüber von Hoyer (*Jahresberichte der Fortschritte der Anatomie und Physiologie.*) zugänglich.

Th. Egli, *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane.* Dissertation. Zürich 1876.

E. Gasser, Die Entstehung des Wolff'chen Ganges beim Huhn. *Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Marburg.* 1875.

Derselbe, Beobachtungen über die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1877.

Derselbe, Zur Entwickelung von Alytes obtestricans. *Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Marburg,* 1882.

A. Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 1876. S. 120 ff, 277 ff.

M. Fürbringer, *Entwickelung der Amphibienniere.* Heidelberg 1877.

Derselbe, *Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Vertebraten.* Leipzig 1878.

F. M. Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Deutsch von Dr. B. Vetter. Jena 1881. S. 165.

W. B. Scott, *Beiträge zur Entwickelung der Petromyzonten.* Heidelberg 1880. S. 165.

C. K. Hoffmann, *Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwickelung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen.* Amsterdam 1883.

[2] V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens und Kaninchens. *Dies Archiv.* 1875.

Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage durchaus sicher beweisen.

Die einschlägigen Verhältnisse fanden sich zuerst bei zwei Meerschweinchenembryonen von $16^1/_2$ Tagen, von denen im Folgenden specieller gesprochen werden soll.

Die ersten Anlagen der Urnierengänge fallen mit der Entwickelungszeit der beiden ersten Kiemenbogen zusammen. Der Embryo, mit deutlicher Kopf- und einer eigenthümlich complicirten Schwanzkrümmung versehen, hat dann eine Länge von 3—4·5^{mm}, ist von der Keimhaut fast ganz abgeschnürt, vom geschlossenen Amnios umgeben. Die Allantois hängt entweder als ein gefässreicher, 4^{mm} langer kolbiger Stiel aus schwammigem Gefüge frei in's Innere des Eies hinein, oder ist schon behufs Placentarbildung eben mit dem Chorion verwachsen. Das Darmrohr ist noch auf ziemlich lange Strecken offen, das Medullarrohr bis fast zum hintersten Schwanzende zum Kanal geschlossen. Die primäre Augenblase erreicht noch kaum die Epidermis, Linsenbildung fehlt ganz. Die Ohrgrube ist durchweg noch offen, bei den jüngeren Thieren halbkugelig, bei den älteren zu einem ovalen Säckchen gestaltet. Am Herz markiren sich durch Einschnürungen drei Abtheilungen. Die Urwirbel sind in der vorderen Leibesgegend deutlich von den Seitenplatten geschieden; ein Gefäss findet sich meist zwischen ihnen (Vena cardinalis). In der hintersten Schwanzgegend dagegen findet sich kein Urwirbel mehr. Die hier als ganz flache Rinne im verdickten Ektoderm der Medianaxe erkennbare Medullarplatte ist fest mit dem Mesoderm verwachsen, welches eine mächtige, nicht zu besonderen Bildungen differenzirte Masse darstellt, die erst peripheriewärts die Leibeshöhle in sich auftreten lässt. Zwischen diesen Extremen liegt eine Gegend, in der Urwirbel und Seitenplatten durch ein eigens unterscheidbares Verbindungsstück, den Grenzstrang,[1] verbunden sind; nach vorn zu hört dieser sich allmählich verschmälernd auf; nach hinten zu verkürzt und verbreitert er sich immer mehr und verliert sich, während gleichzeitig Struktur und Gestalt der Urwirbel unkenntlich werden, in die eben beschriebene Mesodermmasse der hintersten Schwanzgegend.

Dieses Verbindungsstück steht nach den Befunden der meisten Autoren in engster Beziehung zur Bildung des Wolff'schen Ganges. In wie fern die angenommenen Beziehungen richtig sind, kann im Einzelnen hier noch nicht entschieden werden. Die Befunde an unserem gleich zu besprechenden Embryo scheinen mir freilich zu lehren, das ein anderes Gebilde für

[1] Dieser Theil entspricht dem „medialen oder horizontalen Theil der Mittelplatte" Waldeyer's; da derselbe nirgends meines Wissens als selbständiger Theil behandelt worden ist, so nehme ich für ihn der Kürze halber den Namen, welchen Hensen in seinem Colleg dafür anwendet.

die Entstehung des Wolff'schen Ganges von bedeutend grösserer Wichtigkeit sei; dasselbe entwickelt sich dem Grenzstrange gegenüber selbständig im Ektoderm als solide Verdickung. Wie diese nachher dem ersteren entgegenwächst, mit ihm in Berührung tritt und, sich von der Epidermis ablösend, zu der Gestaltung führt, die schon von anderen Autoren für die Anlage des Wolff'schen Ganges erklärt worden ist, lässt sich an Querschnittserien Schritt für Schritt verfolgen.

Da sich in Uebereinstimmung mit den Befunden an anderen Thieren ergeben hat, dass die Entwickelung des Wolff'schen Ganges von vorn nach hinten fortschreitet, so beginnen wir, um von jüngeren Stadien auf ältere zu kommen, mit der Beschreibung der hinteren Schnitte an der Hand der beigefügten Zeichnungen.[1]

Ziemlich nahe der hinteren Grenze, wo sich im Embryo noch eine Andeutung des Grenzstranges und der Urnierenanlage des Ektoderms zusammen vorfand, 0·572 mm vor der Schwanzspitze fanden sich die Verhältnisse so, wie Fig. 1 sie darstellt. Urwirbel und Seitenplatten stehen hier durch eine breite Zellbrücke, den Grenzstrang (*g*), mit einander in Verbindung, die unmerklich in die Masse des Urwirbels sich verliert und durch ihre histologische Beschaffenheit von derselben in nichts zu unterscheiden scheint. Nicht einmal eine Einschnürung bezeichnet hier eine Grenze, sodass sich die Ansicht wohl vertreten liesse, der Grenzstrang sei ein besonderer lateraler Fortsatz des Urwirbels. Die Insertion desselben andererseits an die Seitenplatte ist schärfer gekennzeichnet: einmal durch eine von der Ektodermseite hier einschneidende Furche (*f*), welche die

---

[1] Die Contouren derselben sind mit der Camera lucida entworfen. Sie beziehen sich, wenn weiter nichts bemerkt ist, auf einen Embryo von $16\frac{1}{2}$ Tagen und 8 mm Länge, der mit Chrom-Osmium-Essigsäuremischung behandelt, mit Haematoxylin durchfärbt, in Alkohol entwässert und in Paraffin eingebettet in eine Serie von durchschnittlich $\frac{1}{100}$ mm dicken Querschnitten zerlegt wurde. Die im Folgenden angeführten Maasse in Richtung der Längsaxe sind durch Multiplication dieser Schnittdicke mit der geeigneten Schnittzahl erhalten worden. — Ich habe Hrn. Prof. His Praeparate vorgelegt, welche die zu beschreibenden Verhältnisse beweisen.

Es ist mir eine Schnittreihe vorgelegt worden, welche die in Figg. 3, 5 und 6 abgebildeten Praeparate enthalten hat. Nach deren Durchsicht stehe ich nicht an, anzuerkennen, dass mir die vom Grafen Spee in seinem obigen Aufsatz gegebene Deutung der Verhältnisse berechtigt erscheint. Es muss sich nun zeigen, wie sich die Sachlage bei Embryonen anderer Thierklassen, insbesondere wie sie sich bei den Vögeln gestaltet. Hier hat s. Z. schon Remak (§ 146 seines Werkes) umsonst nach Spuren einer Abspaltung des Urnierenganges vom Ectoderm gesucht und ich selbst bin nicht glücklicher gewesen. Die jetzige Schnitttechnik erlaubt vielleicht weiter zu kommen, als dies früher möglich war.

W. His.



Verbindung zu einer schmäleren macht, dann auch durch den ziemlich schroffen Unterschied in der Stellung der fast durchweg länglichen Kerne. Diese stehen nämlich sehr regelmässig im Cutisblatt und Darmfaserblatt mit ihrer Längsaxe radiär zur Leibesspalte, während ein einheitliches Princip der Stellung der Zellen des Urwirbels und Grenzstranges hier nicht scharf ausgeprägt ist. Daher kommt es, dass das etwas keilförmig zugespitzt auslaufende laterale Ende des letzteren wie ein aus fremdem Material gefertigter Schlussstein dort in das Gewölbe eingefügt erscheint, wo Cutisblatt und Darmfaserblatt bogenförmig zusammenstossen.

Das Ektoderm, welches sonst in ziemlich gleichmässiger, einschichtiger Lage über Medullarrohr und Urwirbel 5—6 μ dick, über die Seitenplatten 6—7 μ dick hinzieht, erleidet über dem Grenzstrang, besonders auffallend gegenüber seinem lateralen Ende, eine nach beiden Seiten hin sich allmählich ausgleichende Anschwellung bis zu 12 μ Dicke, die zunächst (um nach der Kernzahl zu urtheilen) mehr durch vollsaftigere Beschaffenheit als durch Vermehrung von Zellen bedingt erscheint. Uebrigens zeigen sich karyokinetische Figuren in dieser Gegend — und in zunehmendem Grade, wenn man sie weiter vorn untersucht — häufiger als gewöhnlich in der Epidermis und eine lebhaftere Zellvermehrung erzeugt bald einen schärfer umschriebenen, deutlich convex gegen die Furche zwischen Seitenplatte und Grenzstrang vorragenden Wulst im Ektoderm.

Man findet ihn 0·794 ^{mm} vor der Schwanzspitze (also 0.22 ^{mm} vorn von Fig. 1) zu der Gestalt gediehen, wie ihn Fig. 2 darstellt, sechs Zellen enthaltend, von ovaler Gestalt, 36 μ lang, 11 μ dick, scharf abgesetzt gegen die sehr dünne, knapp 4 μ messende Epidermis der Urwirbel, weniger steil gegen die nicht unter 6 μ Dicke messende Epidermis der Seitenplatten abfallend.

Der Unterschied in der Dicke der Epidermiszellen über den Urwirbeln und Seitenplatten ist beachtenswerth, da er sich in der ganzen Gegend der Urnierenanlage ziemlich constant erhält; Fig. 2 lässt ihn ebenfalls hervortreten.

Eine Zunahme der Maasse finden wir in dieser Entwickelungsstufe gegen früher noch nicht in der Urnierenanschwellung des Ektoderms. Der Fortschritt gegen früher besteht vielmehr darin, dass dieselbe wirklich zellreicher geworden ist und hierdurch sich als etwas besonderes schon deutlicher vor ihrer Umgebung auszeichnet. In den nächsten weiteren Entwickelungsstadien finden wir sie zwar schon vergrössert, aber die Massenzunahme ist auch jetzt noch nicht die vorwiegend an ihr auffallende Erscheinung wie später.

Zunächst tritt vielmehr eine wichtige Scheidung ihrer Elemente in zwei getrennte Abtheilungen in den Vordergrund. Als Einleitung dieses

Vorganges kann man eine kleine, unscheinbare, centrale Lücke in der bis dahin durchaus soliden Masse der Ektodermanschwellung schon auf den nächstfolgenden Schnitten bemerken, die sich dann weiter vorn rasch zu einer deutlichen, der Epidermis parallelen, ventralwärts sich öffnenden Spalte erweitert hat (Fig. 3, *s*). In der Mitte 4 μ breit, dorsal und ventralwärts bis zu 2 μ sich verschmälernd, durchsetzt sie hier fast der ganzen Breite nach die unter geringer Vermehrung ihrer Zellenzahl mittlerweile bis zu 30 μ Breite ausgewachsene, spindelförmig aufgetriebene Urnierenanschwellung. Die Substanz derselben wird auf diese Weise in zwei Theile zerlegt, einen äusseren und einen inneren, von denen jeder aus einer einfachen Schichte Zellen besteht. Die äussere dieser Schichte, 6 μ dick (Fig. 3, *e'*), liegt in der Flucht der allgemeinen Epidermis und erscheint einfach als deren Fortsetzung. Die innere, 8 μ dick (Fig. 3, *u'*), ist von ersterer grösstentheils abgedrängt, an der dorsalen (Urwirbel-) Seite eine ganz kurze Strecke mit ihr in directem, an der ventralen Seite nur durch Vermittelung der Membrana prima (*mp* in Fig. 3), die als feiner Faden sich erkennen lässt, in indirectem Zusammenhang.

Bei dem gleichalterigen anderen Embryo traf das Messer die Urnierenanschwellung in ähnlichem Stadium der Länge nach und in schräger Richtung. Die darauf bezüglichen Abbildungen stellen die Spalte deswegen auch nur auf kurze Strecken dar (Fig. 4, *a*, *b*). Trotzdem schienen sie mir wichtig, weil sie die Spaltbildung an einem anderen Embryo darstellen und weil man letztere wegen der eigenthümlichen Krümmungen des Embryo öfters in dieser Gestalt zu sehen bekommt, in welcher ihre Deutung recht schwierig sein kann.

Die beiden durch die Spaltbildung von einander räumlich geschiedenen Zelllagen erweisen sich nun im Laufe ihrer Weiterentwickelung auch als functionell verschieden. Im Interesse der Vereinfachung des Ausdrucks und auch wohl leichteren Verständnisses mag hier schon, der Beschreibung vorgreifend, eine Bemerkung sich einschieben, deren Richtigkeit in dem Folgenden sich erweisen wird: die äussere Zellschicht der Ektodermverdickung ist wirklich bloss der Epidermis gleichwerthig, sie betheiligt sich nicht an der Bildung der Urnieren; die innere dagegen entwickelt sich zu einem mächtigen Zellhaufen, der in die Urniere übergeht, sie allein ist demnach als epitheliale Urnierenanlage zu betrachten. Wer die folgenden Entwickelungsvorgänge kennt, wird vielleicht schon jetzt die etwas grössere Dicke der inneren Zellschicht und ihren besonderen Reichthum an Kernen als einen leichten Fingerzeig betrachten, dass hier lebhaftere Wachsthumsvorgänge sich einleiten möchten. Deutlich sprechen die Erscheinungen jetzt noch nicht dafür.

Nachdem nun die besprochene Scheidung der Elemente sich abgespielt

hat, schreitet das Wachsthum unserer Neubildung vorwärts, und zwar ausserordentlich rasch. Ein Querschnitt, 0·91 mm vor der Schwanzspitze entnommen, zeigt dieselbe schon mit einem Querdurchmesser von 22 μ bei einer Breite von 44—48 μ, mit bedeutend vermehrter Zellzahl und ganz verändertem Aussehen (Fig. 5 bei *u'*).

Bei genauerer Betrachtung lässt sich zwar auch diese Gestaltung leicht aus der früher beschriebenen ableiten. Der grosse Hohlraum in der Urnierenanschwellung des Ektoderms, wie Fig. 3, *s* ihn zeigte, ist allerdings jetzt kaum wiederzuerkennen. Ein Rest desselben aber lässt sich als eine der Epidermis parallele feine Spalte noch ganz bestimmt nachweisen (Fig. 5, *s*). Aussen davon, in gerader Continuität mit der Epidermis, findet sich die auch jetzt noch einschichtig gebliebene äussere Zelllage *e'*, die Epidermis der Urnierenanschwellung, deren Elemente sich etwas abgeplattet haben; innen davon befindet sich ein ovaler, dorsal- und ventralwärts über ihre Enden hinaus bis an die Epidermis reichender Zellhaufen, der durch Wachsthumsvorgänge aus der oben erwähnten ursprünglich auch einschichtigen, inneren Zellanlage hervorgegangen ist, die epitheliale Urnierenanlage (Fig. 5, *u'*).

Vergleicht man die beiden Figuren 3 und 5, so erhellt zunächst, dass der in der letzteren eingetretene Fortschritt vorwiegend nur auf der Vergrösserung der epithelialen Urnierenanlage beruht; und weiterhin liegt es sehr nahe, mit Rücksicht auf dieses Verhältniss den ganzen Vorgang der Umwandelung, die stattgefunden hat, in der Art zu erklären, dass durch die Zellwucherung der epithelialen Urnierenanlage die zuerst breite Spalte ausgefüllt werde, wobei sie sich zunächst zu der in Fig. 5 *s* dargestellten Feinheit reducirt, schliesslich aber ganz schwindet. Sobald dies eingetreten ist, berührt die sich nach allen Richtungen ausdehnende Urnierenanlage in ihrer ganzen Breite die Epidermis, die ihr gegenüber ein mehr passives Verhalten zeigt, und dehnt und presst beim Weiterwachsen deren Elemente flach. So entwickelt sich ungezwungen aus dem Stadium, welches wir zuletzt besprachen, das in Fig. 6 dargestellte; ich traf dasselbe 0·97 mm vor der Schwanzspitze in unserem Embryo vollendet. Die Urnierenanlage ist hier um das drei- bis vierfache gegen früher vergrössert, und sitzt mit seiner Breite von 60 μ der Innenfläche der Epidermis durch Vermittelung einer hellen Zone kernloser Substanz (*z*), die örtlich der oben erwähnten Spalte entspricht, fest auf. Die Epidermis selbst ist an dieser Stelle auffallend dünn und besteht aus einer einfachen Lage flacher, spindelförmig nach beiden Seiten hin ausgezogener Zellen; dies Verhalten verräth hier besonders deutlich ihre Bedeutung als einfache Deckschichte der Urnierenanlage, ihre Continuität mit der Epidermis, ihre Zugehörigkeit zum allgemeinen Epidermisüberzug des Körpers.

In dem vorliegenden Stadium findet sich ausserdem noch eine neue Beziehung der Urnierenanlage zum Mesoderm. Dieselbe ist nämlich nicht mehr wie früher (Figg. 1—3, Fig. 5) nach innen zu frei, sondern mit dem Grenzstrange in festere Verbindung getreten, so dass es nun oft schwierig sein kann, zwischen beiden die richtige Grenze zu ziehen.

Manchmal will es scheinen, als ob die epithelialen Elemente der vereinigten Zellmassen dichter gedrängt lägen, ihr Protoplasma sich weniger intensiv färbe, die Kerne rundlicher und kleiner seien, als die des Mesoderms. So werthvoll unter Umständen diese Merkmale sein können, so lassen sie sich doch, da sie keine ganz durchgehenden sind, nicht immer für die Grenzbestimmung verwerthen. Quercontouren treten mehrfach gleichzeitig auf und gewähren deshalb auch meist keinen sicheren Anhalt. Die Membrana prima lässt sich zuweilen (Fig. 6, *mp*) als Aussencontour von der Epidermis her der Urnierenanlage entlang bis zu einer Einbuchtung (*b*) verfolgen und bürgt dann dafür, dass mindestens soweit als sie reicht, Ektodermelemente gelegen sind. In unserer Abbildung scheint eine gedachte Verbindungslinie zwischen den beiden Einschnitten (Fig. 6, *b b'*) der Zellmasse ziemlich genau die Grenze zu bezeichnen.

Im weiteren löst sich nun die epitheliale Urnierenanlage von ihrem Mutterboden im Ektoderm vollkommen ab (Fig. 7). Ein kleines, spaltförmiges Lumen (*l*) tritt jetzt in ihr auf, die Zellen ordnen sich epithelartig um dasselbe herum und sie bietet nun das typische Bild des von den Autoren als Wolff'scher Gang in Verbindung mit der Mittelplatte beschriebenen Gebildes. Nur eine circumskripte Aushöhlung und Verdünnung der Epidermis, deren beidseitige Grenze zuweilen durch je eine kleine zapfenartige Vorragung der Epidermis nach innen noch schärfer hervorgehoben wird (vergl. Fig. 8), verräth noch eine Strecke weit dem Wissenden, dass hier die Abspaltung der Urnierenanlage stattgefunden hat. Wer die vorhergegangenen Thatsachen nicht kennt, muss sie nun für ein Gebilde des Mesoderms halten, wie fast alle Autoren es gethan haben, denn ihre Elemente zeigen keine so charakteristischen Merkmale, dass sie auf diese hin unbedingt als Abkömmling des Ektoderms zu erkennen wäre.

An dem in Rede stehenden Embryo konnte ich das Lumen des Wolff'schen Ganges nur auf wenigen Schnitten erkennen; es fehlte weiter vorn, obwohl das Verhalten der Epidermis auch hier eine Strecke weit entschieden noch dafür sprach, dass eine Abspaltung stattgefunden habe. Noch weiter vorn zeigt die Epidermis dieses Verhalten nicht mehr, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass damit die vordere Grenze der Urnierenanlage bezeichnet ist, wenn auch dem gegenüber zugegeben werden muss, dass die Zahl der Kerne in der zwischen Urwirbel und Seitenplatte gelegenen Zellmasse hier nicht ebenso plötzlich abnimmt, als man

bei dem zuletzt erreichten Umfange der Urnierenanlage nun unter Voraussetzung ihres Wegfalles erwarten müsste. Die Abnahme der Kerne ist vielmehr eine ganz allmähliche, bis schliesslich, abgesehen von Gefässbildungen, gar keine zelligen Elemente zwischen Urwirbeln und Seitenplatten mehr vorhanden sind.

Ueber die definitive vordere und hintere Grenze der Urnierenanlage liegen mir jedoch noch nicht genügende Beobachtungen vor, um eine hinlänglich begründete Entscheidung abgeben zu können. Gewiss ist soviel, dass die Urnierenanschwelluug des Ektoderms, wie ich mich nunmehr schon wiederholt (an vier weiteren Embryonen) überzeugen konnte, fast bis in die äusserste Schwanzspitze hineinreicht und hier ziemlich plötzlich endet. Die oft mit starker, ungleichmässiger Rechtsdrehung und -Windung verbundene Schwanzkrümmung der Meerschweinchenembryonen zur Zeit der bevorstehenden oder eben eingetretenen Verwachsung der Allantois erschwert die richtige Schnittführung in dieser Gegend sehr und macht wiederholte Drehungen des Embryo im Objecthalter des Mikrotoms während des Schneidens nöthig. Das Vorderende der Urnierenanlage vermochte ich bis jetzt selbst mit vortrefflich conservirten jüngeren Embryonen nicht annähernd so genau zu bestimmen. Gerade an guten Praeparaten ist in dieser Gegend die Zugehörigkeit der Urnierenanlage zum Ektoderm so schwierig zu erkennen, dass ohne Zuhülfenahme anderer Thatsachen jeder die ganze Anlage zum Mesoderm rechnen wird. Sie bildet einen tief in die Furche zwischen Seitenplatte und Grenzstrang eindringenden Zapfen, der einmal den letzteren nach abwärts vor sich herdrängt, andererseits dicht ausserhalb dessen Insertionsstelle an die Seitenplatte das Cutisblatt gegen die Peritonealspalte hin einstülpt. In Praeparaten, in denen das Ektoderm vom Mesoderm etwas abgerückt worden ist (Fig. 8), wird dieser Zapfen in Verbindung mit dem Ektoderm aus seiner Lage im Bereiche des Mesoderms herausgezogen. Wo derselbe a u s s e r d e m v o m E k t o d e r m ein wenig abgesprengt ist, zieht die Membrana prima als unverkennbar besonderes Gebilde von der Epidermis aus jederseits an demselben hin; es hängt gewissermaassen durch Vermittelung derselben an der Epidermis fest (Fig. 8, *u'*). Wenn man sich erst einmal an das Bild dieser Membran gewöhnt hat, so erkennt man sie als continuirliche Contour oft genug auch bei den gut erhaltenen Praeparaten und wird dann kaum anstehen können, den Zusammenhang der Urnierenanlage mit dem Ektoderm, trotz ihrer Einlagerung tief in's Mesoderm, auch bei diesen anzuerkennen.

Die dem Grenzstrange bei der Bildung der Urogenitalanlage zuzuschreibende Rolle muss nach den hier geschilderten Befunden entschieden beschränkter sein, als man bisher im Allgemeinen angenommen hat. Zählungen der Kerne, die ich auf der ganzen Strecke, wo Urnierenanlage und

Grenzstrang noch nicht in festeren Contact mit einander getreten waren, bei dem oben beschriebenen Embryo von $16^{1}/_{2}$ Tagen vornahm, führten zu dem Ergebnisse, dass die Zahl der Elemente des Grenzstranges durchweg nur um ein Mehr oder Weniger von sechs Zellen schwankte, während die Zellzahl der epithelialen Urnierenanlage von hinten nach vorn bis zur Stelle ihres Contactes mit dem Grenzstrange schon nach ganzen Faktoren zugenommen hat. Im Einzelnen wird die Kernzahl in einer grösseren Reihe von Schnitten aus nachstehender Tabelle ersichtlich, deren Einrichtung ohne weiteres klar ist. Schnitt Nr. 1 lag der Schwanzspitze am nächsten.

Nummer der Schnitte in der Serie.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Kernzahl d. Urnieren-anlage.	4	4	—	3	6	4	4	6	6	—	—	—	8	7	8	10	12	—	9	11	10
Kernzahl der Epidermis darüber.	2	2	—	3	2	3	4	—	4	—	—	—	3	3	3	3	3	—	3	3	3
Kernzahl des Grenz-stranges.	30	—	24	30	30	26	26	26	30	24	26	27	29	20	23	26	26	—	26	28	29
Summme d. Kerne in beiden (ohne d. Epid.).	34	—	—	33	36	30	30	32	36	—	—	—	37	27	31	36	38	—	35	39	39
Entsprechende Figur auf Taf. V.		Fig. 2							Fig. 3												Fig. 5

Nummer der Schnitte in der Serie.	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Kernzahl der Urnieren-anlage.	—	—	21	19	20	19	20	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kernzahl der Epidermis darüber.	—	—	4	3	4	3	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kernzahl des Grenz-stranges.	—	—	32	28	31	35	31	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe der Kerne in beiden (ohne Epidermis.)	—	—	53	47	51	54	51	51	—	—	54	55	60	54	49 (?)	59	59	—	51	51	53
Entsprechende Figur auf Taf. V.											Fig. 6										

Nummer der Schnitte in der Serie.	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Kernzahl der Urnieren-anlage.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kernzahl der Epidermis darüber.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kernzahl des Grenz-stranges.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe der Kerne in beiden (ohne Epidermis).	49	60	47	50	54	50	—	—	51	48	51	58	54	50	50	46	45	40	34	34	32
Entsprechende Figur auf Taf. V.			Fig. 7																		

Von Schnitt 33 an waren Urnierenanlage und Grenzstrang verwachsen. Von Schnitt 24—29 bleibt die Kernzahl der ersteren konstant, die Kernsumme beider annähernd ebenfalls auf eine sehr lange Strecke.[1] Daraus dürfte sich vielleicht vorbehaltlich weiterer Bestätigung die Annahme machen lassen, dass das Dickenwachsthum der Urnierenanlage vor der Hand stille stehe und der Grenzstrang sich nicht ändere.

Zeigt nach diesen Befunden also letzterer keine aussergewöhnlichen Wachsthumserscheinungen, so ist wohl sehr wahrscheinlich, dass überhaupt sein Verhalten gegenüber dem Ektoderm ein passives bleiben wird. In diesem Sinne spricht ja auch das seltene Vorkommen von Kerntheilungsfiguren in ihm. Immerhin möchte ich aber die endgültige Entscheidung dieser Frage nur von weiteren Beobachtungen abhängig machen. Ich konnte einschlägiges Material dafür in letzter Zeit in ziemlicher Menge sammeln. Ohne jetzt auf die dabei gefundenen Verhältnisse ausführlich einzugehen, bemerke ich hier nur, dass ich die Entstehung der Urnierenanlage aus dem Ektoderm wiederholt an hier nicht beschriebenen Embryonen nachträglich habe beobachten können. Da indessen doch mein Material noch nicht vollständig genug ist, und der weiteren Untersuchung mancherlei Schwierigkeiten entgegentreten, so dass sich nicht absehen lässt, wie rasch ich zu dem gewünschten Ziele kommen werde, so schien es mir zweckmässig, diese kleine Arbeit hiermit abzuschliessen, und hoffe über die specielle Entstehung und Entwickelung des Wolff'schen und des Müller'schen Ganges, sowie die Schicksale des Grenzstranges demnächst ausführlicher berichten zu können.

Nur an die Abbildungen anderer Autoren möge mir gestattet sein, noch einige Bemerkungen zu knüpfen. His[2] zeichnet auf seiner Taf. VIII, Fig. IV, 1 eine so ausgeprägte Ausnagung des Ektoderms über dem Wolff'schen Körper, der frei zwischen Ektoderm und Mesoderm liegend erscheint, so ähnlich der, die ich oft nach erfolgter Abspaltung der Urnierenanlage beim Meerschweinchen gefunden habe, dass ich sie für einen Hinweis darauf ansehen möchte, dass auch dort (beim Hühnchen) die Abspaltung vom Ektoderm erfolgt sei. Zum mindesten scheint mir weder die genannte, noch die anderen Abbildungen Taf. IX, Figg. 6, 7 für die Abstammung der Urnierenanlage aus dem Mesoderm verwerthet

[1] Die kleinen Schwankungen der Kernzahl können den allgemeinen Gang der Dinge nicht stören. Sie lassen sich leicht erklären durch die etwas ungleiche Dicke der Schnitte, durch Irrungen über die Natur eines einen Kern vortäuschenden Gebildes u. dergl.. Wie das rasche Sinken der Zahlen am Schlusse der Tabelle und weiter nach vorn im Embryo zu erklären sei, weiss ich augenblicklich nicht zu sagen.

[2] W. His, *Untersuchungen über die erste Entwickelung des Wirbelthierleibes: die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei.* Leipzig 1868.

werden zu können. Aehnlich verhalten sich Abbildungen von E. Gasser.[1] Vielleicht dürfte doch wohl durch eine mit Glück ausgeführte Untersuchung die directe Abstammung des Wolff'schen Ganges vom Ektoderm sich auch für das Hühnchen darthun lassen. Bezüglich dieser Verhältnisse beim Kaninchen ist gegenwärtig wohl dem positiven Befunde Hensen's anderen gegenüber das grösste Gewicht beizulegen.

Kiel, den 28. September 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figg. 1, 2, 3, 5, 6, 7 stammen von demselben $16\frac{1}{2}$ tägigen Embryo; vergl. die Tabelle auf S. 99.

Fig. 1 umfasst einen Theil eines Querschnittes, der sich 0·572 mm vor der Schwanzspitze im Embryo vorfand. Das Ektoderm, *e*, zeigt bei *u* eine Anschwellung, aus der sich später die Urnierenanlage bildet. Ihr gegenüber dringt zwischen Grenzstrang, *g*, und Cutisblatt eine Furche, *f*, ein, in welche später die Urnierenanlage hineinwächst. Durch diese Furche, sowie durch die Stellung der Kerns markirt sich ungefähr die Grenze zwischen Cutisblatt (Seitenplatte) und Grenzstrang. Letzterer geht ohne alle Abgrenzung in den Urwirbel über (bez. dessen Kern). *m* = Rückenmark; *ch* = Chorda; *ent* = Entoderm; *a* = Aorta; *c* = Cutisblatt; *d* = Darmfaserblatt; *p* = Pleuroperitonealplatte.

Fig. 2. Querschnitt durch die Urnierenanschwellung, *U*, des Ektoderms, 0·794 mm vor der Schwanzspitze. *Un* = Gegend des Urwirbels; *St* = Gegend der Seitenplatte; *e* = Ektoderm (allgemeine Epidermis).

Fig. 3. Querschnitt etwa 0·83 mm vor der Schwanzspitze des Embryo. Die Urnierenanschwellung *u* zeigt eine Spalte *s*, durch die ihre Masse in zwei Lagen getheilt wird, die äussere derselben *e'* in der Flucht der allgemeinen Epidermis bleibt einfache Epidermis; die innere, dem Grenzstrang, *g*, zunächst gelegene ist die eigentliche Urnierenanlage, *u'*. = *d'* = Darmfaserplatte, *c* = Cutisplatte; *p* = Pleuroperitonealspalte; *Uw* = Urwirbel; *a* = Aorta; *mp* = Membrana prima; dieselbe zieht von der Innenseite der Urnierenanlage zur Epidermis. Der Grenzstrang, *g*, ist durch Verletzung des Praeparates isolirt; gut erhaltene Praeparate zeigen ihn in diesem Stadium in fester Verbindung mit Urwirbeln und Seitenplatte.

Fig. 4 a und b stellen Schräg-Längsschnitte durch die Urnierenanschwellung des Ektoderms im Stadium der Fig. 3 dar. Beide zeigen die (Fig. 3, *s*) erwähnte Spalte, die aber keinmal in ihrer ganzen Länge getroffen ist, da der Embryo Krümmungen

[1] E. Gasser, Beobachtungen über Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Hühnern und Gänsen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1877. Anhang.



macht, in Folge deren vollkommene Längsschnitte sich nicht erhalten liessen. Schnitt *a* traf die Spalte nahe dem Rande, Schnitt *b* näher ihrer Mitte. — *e* = Ektoderm; *e'* = Epidermis der Urnierenanlage; *u'* die Urnierenanlage selbst, die nach vorn zu dicker wird.

Fig. 5. Querschnitt 0·91 mm vor der Schwanzspitze, die Urnierenanlage, *u'*, in vorgeschritteneren Wachsthum zeigend. Nach Aussen von ihr, bei *s*, ein Rest der Spalte (in Fig. 3, *s*), ausserhalb dieser die Epidermis *e'*. Eine Verwachsung der Urnierenanlage mit dem Grenzstrang *g* ist noch nicht eingetreten. *e* = Ektoderm; *Uw* = Urwirbel; *c* = Cutisplatte.

Fig. 6. Querschnitt 0·97 mm vor der Schwanzspitze, wo die Urnierenanlage, *u'*, mit dem Grenzstrang, *g*, verwachsen ist; *mp* = Membrana prima, in Folge einer kleinen Verletzung der Epidermis *e'* besonders deutlich sichtbar; sie zieht bis zu einer Einbuchtung, *b*, der Urnierenanlage entlang und bezeichnet hier wahrscheinlich den Punkt, wo die Ektodermelemente aufhören. Die Grenze zieht sich von da vielleicht nach der entsprechenden Einbuchtung bei *b'*. Die Epidermis ist sehr dünn geworden, die Spalte der Fig. 3 durch eine helle, kernlose Substanz ersetzt, *z*. — *p* = Pleuroperitonealspalte; *a* = Aorta; *e* = Ektoderm.

Fig. 7. Die Urnierenanlage, *u'*, hat sich von der Epidermis, *e'*, losgelöst. In ihr ist ein spaltförmiges Lumen, *l*, aufgetreten, um welches ihre Zellen epithelartig sich gruppirt haben; andererseits findet sich in Verbindung mit dem Grenzstrang, *g*, der seinerseits mit Urwirbeln und Seitenplatten continuirlich zusammenhängen sollte; durch Verletzung des Praeparates erscheint er isolirter als normal. — *c* = Cutisplatte; *p* = Pleuroperitonealspalte. Die Figur entspricht dem Querschnitt 1·025 mm vor der Schwanzspitze.

Fig. 8. Stück eines Querschnittes von einem 17½ tägigen Embryo, etwa aus der Mitte der Urnierengegend. Die Urnierenanlage, *u'*, ist aus ihrer normalen Lage in der Furche, *f*, zwischen Grenzstrang, *g*, und Cutisplatte, *c*, in Verbindung mit dem Ektoderm, *e*, bleibend herausgezogen. Da sie von letzterem auch ein wenig losgesprengt ist, so hält nur noch die Membrana prima, *mp*, beiderseits dieselbe an der Epidermis fest. Die Stelle ihres ehemaligen Contacts mit letzterer markirt sich hier durch eine eigenthümliche, flache, schüsselförmige Aushöhlung. — *c* = Cutisplatte; *d* = Darmfaserplatte; *p* = Pleuroperitonealspalte; *a* = Aorta.

Die frühesten Stadien der Nagelentwickelung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven.

Von

Dr. Richard Zander,
Prosector der Anatomie zu Königsberg in Pr.

(Hierzu Taf. VI.)

In der Darstellung des Ausbreitungsgebietes der Finger- und Zehennerven des Menschen bestehen in den gebräuchlichen Handbüchern der Anatomie und den in Betracht kommenden Bilderwerken und Specialarbeiten nicht unwesentliche Differenzpunkte. Dieses darzuthun, sei mir eine kurze Reproduction der in der Literatur niedergelegten Angaben gestattet. Auf Vollständigkeit kann dieselbe keinen Anspruch erheben, da einige bezügliche Werke mir nicht zur Verfügung standen und weder von der hiesigen, noch von einer auswärtigen Bibliothek zu beschaffen waren.

Die ältesten Arbeiten von Vieussens[1] und Vesal[2] enthalten weder brauchbare Abbildungen, noch genauere Beschreibungen der betreffenden Nerven. Dagegen müssen hier schon die Untersuchungen von Camper[3] in Betracht gezogen werden. Die volaren Fingernerven werden recht gut in Figg. 1 und 3 der Tafel II wiedergegeben, die dorsalen in Fig. 3 der Tafel I. Von den ersteren sind nur die beiden Zweige für den Ringfinger vollkommen auspräparirt, bis zur Fingerspitze verlaufend dargestellt, von den letzteren ist der radiale Ast des Zeigefingers bis zu seinem Ende an

[1] Raymundi Vieussens, *Neurographia universalis*. Lugduni 1685.

[2] Andreae Vesalii, *Opera omnia anatomica et chirurchica*. Lugduni Batavorum 1725.

[3] Petri Camper, *Demonstrationum anatomico-pathologicarum liber primus continens brachii humani fabricam et morbos*. Amstelaedami 1760.

der Fingerspitze freigelegt. Der Text enthält keine speciellere Angaben über den Verbreitungsbezirk der Nerven.

Weit weniger den natürlichen Verhältnissen entsprechend sind die nur ein Jahr später erschienenen Abbildungen des Eustachius[1] mit der Erklärung von Albinus. Taf. 21 und 23 zeigen die dorsalen Finger- und Zehennerven bis auf's Nagelglied hinziehend und vor dem Nagel endigend. Auf Taf. 18 und 20 sieht man die volaren Fingernerven und die plantaren Zehennerven bis zur Finger- bez. Zehenspitze ziehen. Die Erklärungen des Albinus ergeben ebensowenig wie die Monographie von Klint[2] über die Armnerven etwas Näheres über den Verlauf der Nervi digitales.

In Fischer's[3] Abhandlung über die Nerven der unteren Extremität sind die im Text angeführten dorsalen Zehennerven nicht bis zu den Zehen heran gezeichnet. Die plantaren Zehennerven sind ebenfalls nicht bis zu ihrem Ende dargestellt. Diese Abbildungen sind in die Caldani'schen[4] Tafeln übernommen, während die Nerven der Finger hier nach dem Cadaverpräparat wiedergegeben sind. Die dorsalen Fingernerven (Taf. 260, Fig. 2, und die des Daumens, Taf. 218, Fig. 2) ziehen, vielfach Anastomosen auf dem Fingerrücken bildend, bis zu den Nägeln hin. Stärkere Verbindungen mit den Volarnerven sind aber nicht abgebildet. Letztere (Taf. 259, Fig. 2) erstrecken sich bis zur Fingerspitze. Sehr ähnlich sind die Zeichnungen in Loder's[5] anatomischen Tafeln: die Zehennerven sind nur bis zur Basis der Zehen dargestellt und die Fingernerven ziehen bis an's Ende der Finger. Von den volaren Fingernerven treten bedeutende dorsale Aeste ab. Bei den dorsalen Fingernerven, welche nicht nur zur Basis, sondern auch zu den Seiten der Nägel Zweige entsenden, ist die reiche Entwickelung von Queranastomosen zwischen radialer und ulnarer Seite sehr auffallend.

Nach Rosenmüller's[6] Abbildung ziehen die dorsalen Fingernerven bis zur Basis der Nagelglieder.

In Meckel's[7] Anatomie fehlen die Angaben über die Ausdehnung

---

[1] Bernardi Siegfried Albini explicatio tabularum Bartholemaei Eustachii. Leidae 1761.

[2] Jac. Jo. Klint, *De nervis brachii.* Gottingen 1784. Scriptores neurolog. ed. C. F. Ludwig. Lipsiae 1793. Tom. III.

[3] J. L. Fischer, *Neurologiae generalis tractatus nervorum lumbalium sacralium et extremitatum inferiorum descriptionem ac delineationem continens.* Lipsiae 1791.

[4] L. M. A. et F. Caldani, *Icones anatomicae ex optimis neotericorum operibus summa diligentia depromptae et collectae.* Venetiis 1808.

[5] J. C. Loder, *Tabulae anatomicae.* Vimaniae 1803.

[6] J. C. Rosenmüller, *Chirurgisch-anatomische Abbildungen für Aerzte und Wundärzte.* Weimar 1805. II. Theil.

[7] Joh. Fried. Meckel, *Handbuch der menschlichen Anatomie.* Halle 1817. Bd. III.

der Nervi digitales dorsales, von denen nur gesagt ist, dass sie dünner als die volaren bez. plantaren sind. Die Rückennerven des Daumes erstrecken sich (a. a. O. S. 649) bis zu dessen Ende.

Antommarchi[1] zeichnet auf Tafel 4 seines grossen Bilderwerkes die meisten dorsalen Fingernerven bis zum Nagelglied und bemerkt im Text dazu, dass die Aeste der Nn. ulnaris und radialis bis zum Ende der betreffenden Finger verlaufen. Auf Tafel 10 sind die dorsalen Fingernerven bis zu den Nägeln dargestellt; mit Ausnahme aber des ulnaren für den fünften Finger scheinen sie dem Rückenast der Volarnerven zu entstammen. Von mehreren der letzteren entspringt auf den Tafeln 5, 7 und 11 je ein stärkerer Ramus dorsalis. Tafel 26 zeigt in Fig. 6 die dorsalen Zehennerven bis zu den Nägeln hin, in Fig. 7 die plantaren (ohne stärkeren Rückenast) bis zur Zehenspitze. In Fig. 3 der Tafel 27 sind einige Rückenäste der Nervi digitales plantares zu erkennen.

Die ersten ausführlicheren Angaben, denen sich die meisten späteren Autoren anschliessen, stammen von Bock.[2] Darnach verbreiten sich alle Nervi digitales dorsales (die des Daumens ausgenommen) in der Haut des Fingerrückens bis zum zweiten Gelenke und sind in diesem Verlaufe seitlich mit dem oberen Rückenzweig des Hohlhandnerven ihrer Seite einfach auch doppelt verbunden. Die Rückenäste des Daumens reichen bis zu der Haut, worin die Wurzel des Nagels steckt. Ein jeder Hohlhandfingernerv entsendet nahe dem ersten Fingergelenke einen Rückenast, der sich durch einen oder zwei Zweige mit dem Rückennerven verbindet und sich bis zur Haut des dritten Gliedes verbreitet; der Stamm des Volarnerven giebt mehrere kleine Zweige zur Rückenhaut des zweiten und dritten Gliedes und theilt sich in der Gegend des Nagelgliedes in zwei oder drei Endäste, die theils unter den Nagel ziehen, theils in der Fingerspitze endigen. Die Rückenzehennerven verlaufen auf dem Rücken der Zehen längs den Rändern, zarte Zweige zur Haut derselben gebend, und verästeln sich bis zur Haut des Nagelgliedes. Die Sohlenzehennerven geben nach innen und vorn kleine Zweige zur Haut, einige kurze dickere Zweige nach oben, die sich mit dem Rückennerven verbinden, worauf der Endzweig am Nagelgliede sich in Aeste für die Haut unter dem Nagel und für die Zehenspitze auflöst (Abbildung der Volarnerven Taf. 5, Fig. 4, der doppelten Anastomose zwischen Dorsal- und Volarnerv des Zeigefingers Taf. 5, Fig. 3, der Zehennerven Taf. 6, Fig. 3 und 4).

---

[1] F. Antommarchi, *Planches anatomiques du corps humain, exécutées d'après les dimensions naturelles.* Paris 1826.

[2] A. C. Bock, *Die Rückenmarksnerven nach ihren ganzen Verlaufe, Vertheilungen, Verbindungen nebst Abbildungen derselben auf 7 Kupfertafeln.* Leipzig 1827.

E. H. Weber[1] schliesst sich in Hildebrandt's Anatomie, was die Fingernerven anbetrifft, völlig an Bock an; über den Verlauf der Zehennerven fehlen die Angaben. — Auch C. F. Th. und W. Krause[2] vertreten die Bock'sche Anschauung: nach ihnen verlaufen die volaren Fingernerven an der inneren Seite der Aa. digitales volares, die Volarfläche der Finger versorgend, bis zu deren Spitze und gehen am ersten Fingergliede längere Aeste ab, welche um die Ränder der Finger bis zum Dorsum des zweiten Gliedes laufen, ferner kürzere Zweige zum Rücken des dritten Gliedes: diese Aeste vertheilen sich, ohne Geflechte zu bilden, in der Haut der rundlichen Fingerspitze und in der Haut unter dem Nagel. Die schwächeren Nn. digitales dorsales reichen nur bis zum Dorsum des ersten Fingergliedes, bilden aber Schlingen mit den Aesten der Volarnerven; nur die Rückennerven des Daumes gelangen bis zum Nagelgliede. Die plantaren Zehennerven endigen in der Zehenspitze und in der Haut unter den Nägeln. Die wenig schwächeren Rückenzehennerven reichen bis zum Nagelgliede. Zeichnungen der dorsalen Finger- und Zehennerven sind nicht vorhanden.

Valentin[3] hat in seiner Bearbeitung der Neurologie der Sömmeringschen Anatomie nur von den beiden dorsalen Zweigen des kleinen Fingers die Verbreitung angegeben, während er den Verlauf der übrigen Finger- und Zehennerven mit Stillschweigen übergeht. Am letzten Phalanxgelenk soll sich der verdünnte Endzweig sowohl der ulnaren als der radialen Seite des kleinen Fingers strahlig in zahlreiche Aeste auflösen, die sich zum Theil in die Haut der Seitenkanten und der Volarfläche, vorzüglich aber in die des Rückens der dritten Phalanx und unter den Nagel bis zur Mittellinie verbreiten (a. a. O. S. 569, 570).

Auch die Anschauungen von Longet[4] stehen mehrfach nicht in Einklang mit denen von Bock, Weber und Krause. Dieser Forscher giebt an, dass die Handrückenseitennerven durchaus nicht alle von gleicher Stärke sind; er fand die Nerven für den Mittelfinger im Allgemeinen schwächer entwickelt, als die für die übrigen Finger. Bisweilen sollen die Seitennerven der Rückenfläche nicht über die ganze Länge des Fingers reichen, in welchem Falle sie durch Zweige von dem Hohlhandnerven

---

[1] F. Hildebrandt's *Handbuch der Anatomie des Menschen*. 4. Auflage von E. H. Weber. Braunschweig 1831.

[2] C. F. T. Krause, *Handbuch der menschlichen Anatomie*. Hannover 1838 und 3. Auflage herausgegeben von W. Krause. Hannover 1879.

[3] Sömmering, *Vom Baue des menschlichen Körpers*. IV. Hirn- und Nervenlehre. Umgearbeitet von G. Valentin. Leipzig 1841.

[4] F. A. Longet, *Anatomie und Physiologie des Nervensystems des Menschen und der Wirbelthiere*. Uebersetzt von J. A. Hein. Leipzig 1847.

ergänzt werden. Im Uebrigen verhalten sie sich durchschnittlich gleichartig: sie geben Fäden an die Haut des Fingerrückens, welche sich unter einander verbinden, und ihre Enden verlierensich in der Haut des Rückens des letzten Gliedes bis zur Nagelwurzel. Die volaren Fingernerven schildert Longet folgendermaassen: Etwas unterhalb der Mittelhandgelenke der Finger theilen sie sich in zwei Zweige. Der erste, für den Fingerrücken bestimmt, zieht längs des Randes des ersten Fingergliedes hin, verbindet sich mit dem entsprechenden dorsalen Nerven, verläuft gegen den Fingerrücken hin am zweiten und dritten Fingergliede entlang, Fäden bis zur Nagelmatrix sendend. Der zweite Zweig für die Hohlhandseite des Fingers giebt Fäden zu der Haut dieser Seite und endet in zwei Reisern, deren eines sich in die Tastfläche der Finger, das andere zur Matrix des Nagels begiebt. Von den Seitennerven der Fussohlenfläche der Zehen wird bemerkt, dass sie im Ganzen den volaren Fingernerven entsprechen. Ueber die dorsalen Zehennerven fehlen alle eingehenden Notizen.

Bis an's Ende der Finger und Zehen werden von Froriep[1] die Nervi digitales dorsales in seinem Atlas anatomicus (a. a. O. Tab. 24, St. 1, Tab. 28, St. 3) abgebildet, während Meyer[2] wiederum der Ansicht ist, dass sich die dorsalen Fingernerven nur über das erste Glied verbreiten (a. a. O. S. 383). Das Verhalten der dorsalen Zehennerven findet keine Erledigung.

Die Photogramme Rüdinger's[3] zeigen ebenfalls die nämliche Verbreitung der Fingerrückennerven, die in Fig. 25 bis zum proximalen Ende des Mittelgliedes hinziehen. Die Daumenrückennerven strahlen zum Nagel hin. Von einigen der wiedergegebenen Nervi volares der Finger tritt in der Gegend des Mittelhandfingergelenks ein starker Ramus dorsalis ab. Die dorsalen Zehennerven (Fig. 31, 34 und 36) erstrecken sich zur Basis und den Seitentheilen der Nägel, die plantaren (Fig. 37, 38, 39) bis zur Zehenspitze.

Nach Luschka[4] folgen die Nervenstämme der Finger im Wesentlichen dem Laufe der gröberen Blutgefässe, so dass man Nervi volares und dorsales zu unterscheiden hat. Alle Details fehlen.

Ausführlicher sind die Angaben in Hollstein's[5] Anatomie: die Volar-

---

[1] Roberti Froriepi, *Atlas anatomicus.* Wimariae 1851.

[2] H. Meyer, *Lehrbuch der physiologischen Anatomie des Menschen.* Leipzig 1856.

[3] Rüdinger, *Atlas des peripherischen Nervensystems des menschlichen Körpers.* München 1861.

[4] H. Luschka, *Die Anatomie des Menschen.* Tübingen 1865. Bd. III. Abth. 1.

[5] L. Holstein, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* 4. Aufl. Berlin 1865.

nerven vertheilen sich in der Haut der Volarseite bis zu den Fingerspitzen, wo sie am reichlichsten ausgebreitet sind, und schicken auch Zweige um die Seitenflächen der Finger gegen deren Rückenfläche, die sich mit den Dorsalnerven verbinden; am letzten Fingergliede entsenden sie Aestchen zur Haut unter dem Nagel. Die schmächtigeren Dorsalnerven verbreiten sich bis zur Basis des zweiten Fingergliedes und verbinden sich daselbst mit den dorsalen Zweigen aus den Volarnerven. Die Nerven der Zehen, heisst es S. 969, haben eine ähnliche Verbreitung, wie die der Hände.

Hyrtl[1] bemerkt von den aus dem Nervus ulnaris stammenden Fingerrückenästen (a. a. O. S. 840), dass sie sich nur längs der Phalanx prima verzweigen. Dasselbe giebt Heitzmann[2] im Text S. 145 an, während er auf der Abbildung S. 146 sämmtliche dorsale Fingernerven bis zum Nagelgliede hin zeichnet. Die Dorsalnerven der Zehen in Fig. 486 sind nicht bis an die Nägel heran zu verfolgen, sie enden etwa an der Basis der Endphalanx.

In Quain's[3] Elements of Anatomy wird gelehrt (a. a. O. S. 591), dass die palmaren Fingernerven einen starken Dorsalzweig an der Seite der ersten Phalanx zu dem betreffenden dorsalen Nerven schicken, mit dem vereint er bis zur Haut der Endphalanx gelangt. Angaben über die dorsalen Nerven fehlen, aber Fig. 363 stellt sie, ohne Anastomose mit den volaren, bis zu den Fingerspitzen verlaufend, dar.

Henle[4] vertritt in seinem Handbuch die Anschauung, dass die dorsalen Fingernerven am Daumen allein sich bis unter den Nagel erstrecken, an den übrigen Fingern aber an der Mittelphalanx enden und dass die Rückenfläche des Nagelgliedes von Zweigen der volaren Nerven innervirt wird (a. a. O. S. 550). Die volaren Fingernerven geben unter spitzem Winkel einen stärkeren Zweig zum Fingerrücken bereits an dem ersten Fingergliede, einen zweiten in der Gegend der Basis der Endphalanx ab, der sich unter dem Nagel nochmals gabelförmig theilt (a. a. O. S. 551). Von den dorsalen und plantaren Zehennerven giebt Henle (a. a. O. S. 593) an, dass sie sich in ihrem weiteren Verlaufe wie die entsprechenden Fingernerven verhalten. In Uebereinstimmung mit dieser Angabe sind denn auch die dorsalen Zehennerven in Fig. 307 nur bis etwa auf die Grundphalanx gezeichnet. Die plantaren Nerven sind in einer Abbildung nicht dargestellt.

---

[1] Joseph Hyrtl, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* 13. Aufl. Wien 1875.

[2] C. Heitzmann, *Die descriptive und topographische Anatomie des Menschen in 600 Abbildungen.* 2. Aufl. Wien 1875.

[3] Quain's *Elements of Anatomy.* 8. Edit. London 1876. Vol. I.

[4] J. Henle, *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen.* Nervenlehre. 2. Aufl. Braunschweig 1879.

Die dorsalen Fingernerven sind in einer schematisirten Zeichnung nur undeutlich angegeben.

Nach Sappey[1] innervirt der Nervus radialis die Rückenfläche von beiden Phalanxen des Daumens und von der Grundphalanx des Zeigefingers und der radialen Hälfte des Mittelfingers, der Nervus ulnaris das erste Fingerglied der dorsal-ulnaren Hälfte des Mittelfingers und des Ringfingerrückens, ausserdem die dorsale Fläche des fünften Fingers. Der Ulnarnerv liefert auch für die Volarseite die beiden Kleinfinger- und den inneren Ringfingerzweig. Der Innervation der restirenden Volarfläche der Finger steht der Nervus medianus vor, dessen digitale Endäste — ausgenommen die zu dem Daumen gehörigen — sich in einen palmaren, für die Pulpa des Fingers bestimmten, und einen dorsalen Nerven theilen, welcher letztere auf der Rückenfläche den distalen Bezirk des ersten, die zweite und dritte Phalanx mit dem Nagel innervirt. (Ob der fünfte Finger hiervon eine Ausnahme macht, was anzunehmen wäre, da seine dorsalen Nerven ja wohl die ganze Rückenfläche versorgen sollen, ist nirgends angegeben.) Von den dorsalen Zehennerven erwähnt Sappey es nur von dem lateralen Kleinzehenast, dass er sich bis zum freien Ende der kleinen Zehe verlängere, der übrigen thut er keine Erwähnung. Von den plantaren Nerven dagegen bemerkt er (ausdrücklich von den Zweigen des „Nerf plantaire interne“ für erste, zweite, dritte und mediale Seite der vierten Zehe; nicht besonders erwähnt sind die Zweige des „Nerf plantaire externe“ für die laterale Seite der vierten und für die fünfte Zehe), dass sie eine grosse Zahl von Verzweigungen für die Haut der seitlichen und plantaren Partien entsenden, dass sie ferner unter sich und mit den dorsalen Zweigen anastomosiren, dass sie endlich an ihrem Ende sich in einem dorsalen, unter dem Nagel sich ausbreitenden und in einen in der Pulpa sich verzweigenden und mit der anderen Seite verbindenden Faden theilen.

In Gray's[2] Anatomie stellt Fig. 290 die dorsalen Fingernerven, über die im Text alle Angaben fehlen, bis gegen das Ende der Finger hingeführt dar. Jeder volare Fingernerv soll an der Basis der ersten Phalanx einen dorsalen Zweig abgeben, der sich mit dem dorsalen Fingernerv verbindet, längs der dorsalen Fingerkante verläuft und in der Haut über der letzten Phalanx endigt; am Ende des Fingers theilt er sich in einen palmaren, die Fingerspitze versorgenden, und in einen dorsalen, sich um und unter dem Nagel verästelnden Zweig. Abbildungen der Fussnerven und eine Beschreibung der Nervi dorsales fehlen. Die plantaren Aeste entsenden, wie es heisst, an der letzten Phalanx einen dorsalen Zweig, welcher die Gewebe um den Nagel herum versorgt.

[1] Sappey, *Traité d'anatomie descriptive.* III. Edit. Paris 1877. T. III.

[2] Henry Gray, *Anatomy Descriptive and Surgical.* London 1880.

Hartmann[1] bildet in Fig. 348 seines Handbuches die dorsalen Fingernerven als auffallend dicke, bis zum Nagel verlaufende Stämme ab. Ausser der Bemerkung: „die Fingernerven verzweigen sich reichlich und fein, ohne jedoch so engmaschige Netze zu bilden, wie das von verschiedenen Autoren beschrieben und abgebildet ist“, existiren keine Angaben über die Fingernerven. Die einzige Abbildung von den Zehennerven lässt die dorsalen schematisirt auf dem Fussrücken endigen. Der zugehörige Text besagt, dass die dorsalen Zehennerven die entsprechenden Theile bis zum Nagelglied hin versorgen, dass die plantaren dagegen sich nicht nur bis zur Spitze der Endphalanx verbreiten, sondern auch noch die dorsalen Umfänge der vorletzten und letzten Zehenglieder versehen.

Schwalbe[2] vertritt in seiner Neurologie die zuerst von Bock dargelegte Ansicht. Nur die dorsalen Fingernerven des Daumens dringen bis zur Endphalanx vor, die der übrigen versorgen ausschliesslich die Rückenseite der ersten Phalanx, während diese am zweiten und dritten Fingergliede von den Volarnerven innervirt wird, welche, ausser diesen feinen dorsalen Zweigen keinen stärkeren Rückenast abgebend, bis zur Fingerspitze ziehen. (Dorsale Fingernerven sind nicht abgebildet.) Die Zehennerven verhalten sich im Allgemeinen wie die Fingernerven, nur sind die dorsalen Nerven wenig dünner als die plantaren und gelangen auch an die Endphalanx, während freilich das Nagelbett von den plantaren versorgt wird.

In dem vor kurzem erschienenen Lehrbuche Gegenbaur's[3] fehlen die Angaben über die Ausbreitung der Zehennerven. Die dorsalen Fingeräste des N. radialis, wird gelehrt, verhalten sich jenen des N. ulnaris ähnlich, indem sie nicht bis zum Endglied sich erstrecken. An einer anderen Stelle heisst es, dass die dorsalen Fingeräste selten in den Bereich des zweiten Fingergliedes gelangen. Ein stärkerer Fingerrückenast der Volarnerven wird nicht erwähnt. Abbildungen sind nicht vorhanden.

Die Zeichnungen aus der Neurologie von Hirschfeld und Leveillé[4] sind vielfach in andere Werke übergegangen. Da das Original mir nicht zugänglich war, muss ich mich damit begnügen, kurz die betreffenden Nachbildungen zu beschreiben. Die volaren Fingernerven (Schwalbe's *Neurologie*, Fig. 479) und die plantaren Zehennerven (ebenda, Fig. 497) stehen in Uebereinstimmung mit der Beschreibung von Schwalbe. Die dorsalen Zehennerven (ebenda, Fig. 495) sind bis zur Zehenspitze dargestellt,

---

[1] Rob. Hartmann, *Handbuch der Anatomie des Menschen.* Strassburg 1881.

[2] G. Schwalbe, *Lehrbuch der Neurologie.* Fortsetzung von Hoffmann's *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* Erlangen 1881.

[3] C. Gegenbaur, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* Leipzig 1883.

[4] L. Hirschfeld et J. B. Leveillé, *Neurologie.* Avec Atlas. Paris 1853.

was der Schilderung Schwalbe's nicht völlig entspricht. Fig. 362 aus Quain's Elements of Anatomy zeigt einen dorsalen Fingernerv bis in die Nähe des Nagels gehend.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass die Frage, wie weit die dorsalen Nerven der Finger und Zehen distalwärts ziehen, von den verschiedenen Autoren in verschiedener Weise beantwortet worden ist. Was zunächst die Fingerrückennerven anbelangt, so sind sie nach Camper, Caldani, Loder, Antommarchi, Valentin, Longet, Froriep bis zur Nagelwurzel bez. Fingerspitze zu verfolgen, während Bock, Weber, Krause, Meyer, Rüdinger, Hollstein, Hyrtl, Henle, Sappey, Schwalbe, Gegenbaur sie auf dem ersten Fingerglied bez. auf dem proximalen Abschnitt der zweiten enden lassen.

Bei den Zehenrückennerven handelt es sich um den Entscheid, ob die Nerven zur Zehenspitze bez. zum Nagel oder nur bis zum Nagelglied hinziehen. Die erstere Anschauung vertreten Antommarchi, Froriep, Rüdinger, die letztere Bock, Krause, Schwalbe. Alle übrigen Differenzpunkte sind mehr oder weniger unwesentlicherer Natur.

Zur Entscheidung der Frage, wer Recht hat, blieb als einfachster Weg eine erneute genaue Untersuchung, deren Resultat ich im Folgenden mittheile. Die Beschreibung des Verlaufs der Nervi digitales soll nach Präparaten gegeben werden, die durch eine gleich zu schildernde Vorbereitung besonders geeignet für die Untersuchung geworden waren. Aus einer recht frischen mageren Leiche wurde mit Salzwasser die Hauptmasse des Blutes ausgewaschen. Es wurde so lange Wasser in die Aorta injicirt, bis es rein aus der eröffneten Arteria pulmonalis ausfloss. Diese wurde verschlossen und jetzt so lange eine dünne hellgelbe Chromsäurelösung injicirt, bis Hände und Füsse wassersüchtig wurden. Die Leiche blieb nun drei Tage liegen und wurde darauf in dünnen Alkohol eingelegt.[1] Nach einigen Wochen wurden an beiden Händen und Füssen die Digitalnerven präparirt, die sich durch ihre glänzend weisse Farbe von dem sonstigen gelblichen Gewebe mit grosser Deutlichkeit bis zu den feinsten Reiserchen hin abhoben. Die hydropische Beschaffenheit der Objecte erleichterte nicht unwesentlich die Isolirung der feinen Nerven. Ausserdem fertigte ich noch eine Anzahl Präparate von gewöhnlichen Spirituscadavern und erzielte dieselben Resultate, wenn auch mit grösserer Mühe.

Linke Hand. Kleiner Finger. Der ulnare Rückennerv ist ein sehr starker Stamm ohne gröbere Verbindungen mit dem Volarnerven, der leicht bis auf das Nagelglied zu verfolgen ist. Die Endästchen konnten bis

[1] Diese Methode verdanke ich Hrn. Dr. W. Pfitzner, der sie mir als eine in der Heidelberger Anatomie viel und mit Erfolg angewandte empfahl.




auf etwa $^1/_2$ cm an den Nagel heran mit dem Messer freigelegt werden. Der ulnare Volarnerv zieht, ohne stärkere dorsale Zweige zu entwenden, bis zur Spitze des Fingers. Proximalwärts von dem Mittelhandfingergelenk verlässt ein dorsalwärts hinziehender Ast den Stamm unter spitzem Winkel, der in den Weichtheilen der Seitenfläche verschwindet, ohne eine präparirbare Verbindung mit dem Dorsalnerven einzugehen. Ein distaler Ramus dorsalis geht etwa in der Mitte des zweiten Fingergliedes aus dem Stamm hervor, verliert sich aber ebenfalls bald an der Seite des letzten Fingergelenkes. Der Volarnerv löst sich ungefähr in der Höhe der Nagelbasis in seine Endäste auf, die das Nagelbett einerseits, andererseits die Fingerbeere innerviren.

Der starke radiale Rückennerv zieht unter Abgabe von feinsten Zweigen für die Rückenhaut des Fingers und dementsprechender allmählicher Verdünnung in ununterbrochen geradliniger Richtung bis zur Basis des Nagelgliedes, wo er sich in seine Endzweige theilt, die in der Nähe des Nagels in die Tiefe zur Nagelmatrix dringen. Der radiale Volarnerv hat ebenso wie der ulnare auf seinem Wege zur Fingerspitze keine namhaften dorsalen Aeste. Ein „proximaler Ramus dorsalis" fehlt ganz, ein „distaler" erscheint in gleicher Höhe wie auf der ulnaren Seite als feiner Zweig, der an der Seitenfläche sein Ende erreicht. Die Endigung des Hauptstammes entspricht vollkommen der des ulnaren Volarnerven.

Ringfinger. Der relativ starke ulnare Rückennerv ist, keine bedeutenderen Anastomosen mit dem Volarnerv eingehend, in gleicher Richtung bis zum proximalen Abschnitt des Nagelgliedes zu verfolgen. Der ulnare Volarnerv verläuft ohne Abgabe eines stärkeren Rückenzweiges bis zum unteren Dritttheil des Mittelgliedes, wo neben einem etwas stärkeren Dorsalaste für den nicht von dem Rückennerven versorgten Abschnitt des Nagelgliedrückens einige feinere dorsalwärts ziehende Reiser sich finden. Der Stamm der Volarnerven endigt, wie es bei dem kleinen Finger geschildert wurde.

Der radiale Dorsalnerv entspringt als sehr dünnes Stämmchen aus dem radialen N. digitalis dorsalis nervi ulnaris etwas distalwärts von dem Mittelhandfingergelenk unter nahezu rechtem Winkel, entwendet einige feine Reiserchen auf den Rücken des ersten Fingergliedes, geht aber mit seiner Hauptmasse bogenförmig nach hinten und radialwärts umbiegend in den Ramus dorsalis des radialen Volarnerven über, welcher ein wenig unterhalb des Metacarpophalangealgelenks aus letzterem seinen Ursprung nimmt. Dieser Rückenast ist nur eine Spur dünner als der Stamm des Volarnerven. Der aus der soeben beschriebenen Verbindung des Rückennerven und dieses Rückenastes hervorgehende Nerv zieht nun in der Mitte der radialen Seitenfläche des ersten und zweiten Gliedes hin und kann an der dorsal-radialen

Kante des Endgliedes bis zum Nagel mit dem Messer dargestellt werden. Während dieses Verlaufs strahlt er feine Reiser zu den benachbarten Theilen aus. Der Stamm des Volarnerven liefert an Stelle des auf der ulnaren Seite stark entwickelten distalen Ramus dorsalis nur ein feines Fädchen, das nicht bis zum Rücken des Nagelgliedes zu verfolgen ist, und endigt dann, wie es für den fünften Finger angegeben ward.

Mittelfinger. Der ulnare Dorsalnerv, beträchtlich dünner als die entsprechenden des fünften und vierten Fingers konnte mit Messer und Pincette bis zum distalen Ende des zweiten Fingergliedes dargestellt werden. Der ulnare Volarnerv giebt an dem Mittelhandfingergelenk keinen Ramus dorsalis ab und läuft ohne irgend eine gröbere Anastomose mit dem Dorsalnerven bis ungefähr zur Mitte des zweiten Gliedes, wo ein Rückenast für das Dorsum des Nagelgliedes spitzwinklig abzieht. Im oberen Dritttheil des Nagelgliedes löst sich der Volarnerv in seine zum Nagelbett und zur Fingerbeere ziehenden Endäste auf.

Der radiale Rückennerv ist noch dünner als der ulnare und nicht über das erste Fingerglied hinaus präparirbar. Der radiale Volarnerv giebt am proximalen Ende der Grundphalanx einen starken Ramus dorsalis ab, der mit dem Dorsalnerven mehrere feine Verbindungen eingeht und das erste und zweite Glied und den proximalen Abschnitt des dritten an der Dorsalkante und auf dem Rücken mit Zweigen versieht. In der Mitte des zweiten Gliedes entsendet der Volarnerv für das Nagelglied einen etwas schmächtigeren Dorsalzweig als auf der ulnaren Seite.

Zeigefinger. In geradliniger Richtung, ohne Unterbrechung oder seitliche Abweichung zieht ein relativ mächtiger ulnarer Dorsalnerv bis zum proximalen Theil des Nagelgliedes. Hier theilt er sich in Aeste für die dorsale Kante und den Rücken des Gliedes. Diese konnten mit dem Messer bis $^1/_2$ ^{cm} von dem Nagel entfernt präparirt werden, wo sie sich in die Tiefe einsenken und bis zur Nagelmatrix zu erkennen sind. Den ulnaren Volarnerv verlässt am Metacarpophalangealgelenk ein dorsaler Ast von geringerem Kaliber als der Dorsalnerv, der nach Abgabe einiger Reiserchen für die Seite des ersten Fingergelenkes gerade an dem zweiten einige Fasern in den Dorsalnerven hineinsendet, aber in so spärlicher Zahl, dass man den letzteren nicht als Ast von ihm ansehen darf. Es ist ferner zu bemerken, dass der Dorsalnerv durch den Zutritt dieser Fasern nicht in seiner Richtung geändert wird. Der Stamm der Volarnerven zieht nach Abgabe eines dünnen distalen Ramus dorsalis von der Mitte des zweiten Gliedes, der nicht bis zum Fingerrücken gelangt, zum Nagelgliede, wo er sich in der Höhe der Nagelbasis in seine Endäste zerlegt.

Der radiale Dorsalnerv ist als gerade fortlaufender Stamm auf den basalen Theil des Endgliedes hinauf leicht zu verfolgen. Hier theilt sich

der Nerv: einige feine Fädchen ziehen auf den Rücken des Nagelgliedes, der Hauptzweig bleibt auf der dorsalen Seitenkante, wo er bald verschwindet. Keiner der Zweige kann soweit an den Nagel heranpräparirt werden, wie auf der ulnaren Seite. Der radiale Volarnerv liefert einen deutlichen proximalen und distalen Ramus dorsalis; der erstere entspringt genau in der Höhe des Mittelhandfingergelenkes, löst sich in mehrere Aestchen zur Haut der Seitenfläche des ersten Gliedes auf, die sich bis zur dorsalen Kante des Fingers am zweiten Gelenk etwa verfolgen lassen, aber in keinem präparirbaren Zusammenhange mit dem Dorsalnerven (der auch durch Zug an dem Nerven nicht constatirt werden kann) stehen. Der distale Ramus dorsalis entspringt in der Mitte des zweiten Fingergliedes und zieht auf den Rücken des Nagelgliedes, dessen distale Partien er innervirt. Der Stamm endigt in gewöhnlichster Weise.

Daumen. Die beiden dorsalen Nerven sind bis zum Nagel zu präpariren, die beiden volaren, welche keinen Ramus dorsalis entsenden, bis zur Fingerspitze.

Rechte Hand. Kleiner Finger. Besitzt an seiner ulnaren Seite einen starken Dorsalnerv, der sich ohne Schwierigkeit bis auf das Nagelglied verfolgen lässt, an dessen proximalen Ende er sich in Aestchen auflöst, die bis in die Nähe des Nagels zu präpariren sind. Der ulnare Volarnerv besitzt keinen proximalen Ramus dorsalis. Von der Mitte des ersten Gliedes an entsendet er eine ganze Anzahl feiner dorsaler Aestchen ab, die nicht bis zum Rücken des Fingers darzustellen sind und wohl nur die Seitenfläche versorgen. Ende des Nerven völlig so, wie es bei dem fünften Finger der linken Hand geschildert wurde.

Der relativ starke radiale Dorsalnerv breitet sich bis in die Nähe des Nagels aus. Der Hauptstamm vollzieht seine Endtheilung an der Basis des dritten Gliedes. Gröbere Anastomosen mit dem Volarnerven sind nicht aufzufinden. Dieser schickt in der Mitte des zweiten Fingergliedes einen feinen dorsalen Zweig ab, der den Fingerrücken nicht erreicht, und endigt wie gewöhnlich.

Ringfinger. Der mässig starke ulnare Rückennerv lässt sich mit seinen feinen Endreisern bis zur basalen Partie des Nagelgliedes darstellen. Der proximale Ramus dorsalis des ulnaren Volarnerven ist nicht vorhanden und ebenso fehlt im proximalen Abschnitt jede erhebliche Anastomose mit dem Dorsalnerv. Nach Abgabe einiger ganz feiner dorsalwärts verlaufender Nervenfäserchen entsendet der Volarnerv in der Mitte des zweiten Fingergliedes unter spitzem Winkel einen stärkeren (den distalen) Ramus dorsalis, der am letzten Fingergelenk etwa die ulnare Rückenkante des Fingers erreicht und auf dieser und dem Rücken sich ausbreitet. Der weitere Verlauf des Stammes wie gewöhnlich.

Der radiale Dorsalnerv ist sehr stark entwickelt. Ohne dass er seine gleichmässig fortlaufende Richtung an der radialen Rückenkante ändert, kann er bis ca. 1 cm über dem zweiten Interphalangealgelenk verfolgt werden, wo er sich spitzwinklig in zwei Zweige theilt, von denen der eine auf der Kante weiter fortziehend bis auf den proximalen Abschnitt des Nagelgliedes dargestellt wird, während der zweite ein wenig mehr dorsalwärts bis an die Basis des Nagels reicht. Der radiale Volarnerv zeigt keinen erheblichen Dorsalzweig und ist nicht mit dem Dorsalnerven verbunden.

Mittelfinger. Der ulnare Rückennerv ist bedeutend schmächtiger als die entsprechenden Nerven des vierten und fünften Fingers. Seine Ausläufer sind nur bis gegen das zweite Glied hin zu präpariren. Der ulnare Volarnerv ist bedeutend stärker als am Ring- und kleinen Finger. Aus ihm entspringt in der Gegend des Metacarpophalangealgelenkes ein Ramus dorsalis, der durch einige feinere Fäserchen und einen stärkeren Verbindungszweig mit dem Rückennerv anastomosirt. Letztere Anastomose liegt in dem oberen Dritttheil des Grundgliedes und richtet ihre Convexität distalwärts. Der Ramus dorsalis innervirt, ein wenig volarwärts von der ulnaren Rückenkante des zweiten Fingergliedes hinziehend, die Rückenfläche dieses und des distalen Abschnittes vom Nagelgliede. In der Mitte des zweiten Gliedes tritt aus dem Stamm des Volarnerven ein zweiter Ramus dorsalis, der sich auf den Rücken des Nagelgliedes herumschlägt und diesen, sammt dem proximalen Nagelabschnitt, versorgt. Die Endigung findet in gewöhnlicher Weise statt.

Der radiale Dorsalnerv ist ebenso dünn wie der ulnare und kann nicht über das erste Glied hinaus verfolgt werden. Der radiale Volarnerv giebt an derselben Stelle wie der ulnare einen ungefähr gleich starken Ramus dorsalis ab. Der radiale Dorsalnerv mündet in diesen etwa in der Mitte des Winkels spitzwinklig ein, nachdem wenige Millimeter vorher eine mit der Convexität distalwärts gerichtete bogenförmige Anastomose die beiden Nervenstämmchen verbunden hat. Die vereinigten Nerven ziehen bis auf das Endglied, den ganzen Fingerrücken mit feinsten Zweigen versorgend. Der Volarnerv verläuft unter Plexusbildung bis zum Nagelglied, in gleicher Höhe wie der ulnare Volarnerv einen kleinen dorsalen, zum Gelenk und der Umgebung desselben hinziehenden Ast abzweigend und löst sich in der Höhe der Nagelbasis in seine Endäste auf.

Zeigefinger. Der ulnare Rückennerv ist noch etwas schmächtiger als der radiale des Mittelfingers. Er spaltet sich wiederholt auf dem ersten Gliede und kann in einzelnen seiner Zweige nur wenig über das erste Fingergelenk hinaus präparirt werden. Die stärksten dieser Zweige ziehen radial- und distalwärts. Der Zweig, der auf der ulnaren Dorsalkante bis

zum zweiten Gliede hinzieht, steht durch mehrere feine Nervenfädchen mit dem proximalen Rückenast des Volarnerven in Verbindung. Dieser tritt als starker Nerv distalwärts vom Mittelhandfingergelenk aus dem Volarnervenstamm hervor, zieht etwa in der Mitte der ulnaren Seitenfläche dahin, sich allmählich der Rückenkante nähernd, die er erst in der Mitte des Nagelgliedes erreicht. Nach der Anastomose mit dem Rückennerven entsendet er spitzwinklig schon zum distalen Ende des Grundgliedes einen ziemlich kräftigen Zweig. Später treten dann noch einige feinere Aestchen zur Rückenhaut des Fingers hin. An der Basis des Nagelgliedes schickt er einen Zweig für die Seitenfläche jenes und zieht dann über die ulnare Dorsalkante auf den Rücken des Fingers, wo er bis zum Nagel hin verfolgt werden kann. Der Stamm des Volarnerven giebt auch einen distalen Dorsalast ab, der sich jedoch nicht zur Oberfläche (die ja von dem proximalen Dorsalast versorgt ist), sondern zum Gelenk und den in der Tiefe liegenden Theilen begiebt. Endtheilung des Volarnerven wie an den anderen Fingern.

Der sehr kräftig ausgebildete radiale Dorsalnerv strahlt in ulnar-distaler Richtung mehrere starke Seitenäste über die Mittelhand aus. Im oberen Dritttheil der Grundphalanx biegt der noch sehr mächtige Hauptstamm nach der volaren Seite, um in den stark entwickelten Dorsalnerv des Volarnerven rückwärts hineinzuverlaufen. Ein unvorsichtiger Schnitt hatte leider gerade an der Umbiegungsstelle den Dorsalnerven durchschnitten, doch glaube ich mit Sicherheit das eben geschilderte Verhalten annehmen zu dürfen. Beim ersten Anblick scheinen der Dorsalnerv und die Fortsetzung des Rückenastes auf die Seitenfläche des Grundgliedes als Zweige aus dem letzteren (dem Rückenast des Volarnerven) hervorzugehen. Ein sicherer Entscheid, in wie weit sich der Dorsalnerv und der Volarnerv in dieser Anastomose vereinten, war unter den obwaltenden Verhältnissen natürlich nicht möglich. Der aus der Anastomose austretende Nerv hatte ungefähr dieselbe Dicke wie der Dorsalnerv bei seinem Eintritt in den Rückennerv; die Richtung seines weiteren Verlaufs ist dieselbe, wie sie der Rückenast vor der Verbindung mit dem Dorsalnerven hatte. Er innervirt die radiale Rückenhälfte und den anliegenden Theil der Seitenfläche des Fingers. Ein distaler Rückenast ist als feiner zur Tiefe gehender Zweig vorhanden. Der Endverlauf der Volarnerven ist der gewöhnliche.

Daumen. Die Rückennerven erstrecken sich bis zu dem Nagel, die keinen Ramus dorsalis abzweigenden Volarnerven bis zur Fingerspitze.

An einigen anderen von mir präparirten Händen fanden sich ähnliche Verhältnisse wie hier. In jedem Falle konnten einige Dorsalnerven bis zum Nagel oder wenigstens bis zum Endgliede hin verfolgt werden. Wo sie früher endigten, traten stellvertretend Rami dorsales des Ventralnerven ein.

Bei der Schilderung der Zehennerven kann ich mich kürzer fassen, da hier eine grössere Uebereinstimmung herrscht. Im Allgemeinen erstrecken sich die Rückennerven, auf ihrem Wege feine Aestchen abgebend, bis zur Basis und Seitenfläche des betreffenden Nagels und die plantaren Nerven ziehen, ohne stärkere Anastomosen mit den Rückennerven zu bilden, zur Zehenspitze und entsenden dorsale Endäste zum Nagelbett und ventrale zur Zehenbeere. In einem Falle fand ich den medialen Rückenast der dritten Zehe nur bis zur zweiten Phalanx sich erstreckend. Hier hatte sich denn auch ein stärkerer Ramus dorsalis aus dem Volarnerven entwickelt, der den Rest der Zehenrückenfläche innervirte.

Ich wählte diese Form der Darstellung, um möglichst objectiv den Nachweis zu führen, dass die thatsächlichen Verhältnisse, wie sie bei der Innervation der Finger und Zehen in Betracht kommen, weder der einen noch der anderen der von den Autoren vertretenen Anschauungen entsprechen, dass die Wirklichkeit vermittelnd auftritt.

Es stehen der Innervation der Finger und Zehen je zwei dorsale und zwei volare resp. plantare Nerven vor. Der dorsale und volare und der dorsale und plantare Nerv einer Finger- oder Zehenseite sind durch feine Verbindungsfäden mit einander mehrfach verbunden. So sind die Verhältnisse in Wirklichkeit, wenn die Dorsalnerven bis zu der Nagelbasis reichen, was bei den Zehen meistens, bei den Fingern mehr oder weniger häufig der Fall zu sein scheint. Zieht der Rückennerv nicht so weit, so wird an Stelle der feinen Verbindungsfäden mit dem volaren resp. plantaren Nerven ein stärkerer Ast von letzteren dorsalwärts steigen und die vom Rückennerven nicht versorgten dorsalen Abschnitte des Fingers innerviren. Ich erwähnte oben, dass in einem Falle ein dorsaler Zehennerv schon an der Basis des mittleren Gliedes sein Ende erreichte und dass hier zum Ersatz ein Ramus dorsalis, wie er sonst bei den Zehen nicht vorkommt, aus dem plantaren Nerven hervorging. An den Fingern, wo häufiger die distalen Abschnitte des Fingerrückens keine directen Beziehungen zu den Dorsalnerven erkennen lassen, kommen solche ergänzende Rami dorsales aus den Volarnerven dementsprechend häufiger vor, und es können je nach dem speciellen Verhalten der Dorsalnerven ein „proximaler“ und ein „distaler Ramus dorsalis“ (Nervi digitalis volaris) auftreten, oder nur einer von beiden, welcher schliesslich auch fehlt, wenigstens nicht bis zur Rückenfläche des Fingers gelangt, wenn der Dorsalnerv den Nagel erreicht. Ist letzterer etwas kürzer, so dass er vielleicht nur bis zum proximalen Abschnitt des Nagelgliedes gelangt, so tritt zur Innervation der noch nicht versorgten Partie der distale Ramus dorsalis vicariirend ein, welcher gewöhnlich in der Mitte des zweiten Gliedes aus dem Volarnerven entspringt, während der proximale Rückenast meistens zu fehlen pflegt. Ist der Rücken-

nerv sehr schwach ausgebildet, so dass er sich nur auf dem ersten Gliede oder noch etwa an der Basis des zweiten ausbreitet, so übernimmt ein Ramus dorsalis, der an dem Matacarpophalangealgelenk aus dem Volarnerven hervorgeht, seine Function und versorgt den Fingerrücken bis zum Nagel hin entweder allein, oder in dem letzten Abschnitt durch den distalen Ramus dorsalis ergänzt. In dem ersten dieser beiden Fälle, wenn nämlich der proximale Rückenast die genügende Stärke besitzt, um bis zur Nagelbasis zu gelangen, entwickelt sich der distale gar nicht oder wird durch ein feines nicht zum Fingerrücken gelangendes Aestchen vertreten.

Wenn ich annehmen wollte, dass frühere Untersucher sich mit der Darstellung der Nerven eines Fingers oder einer Zehe begnügten und die anderen unpräparirt liessen in dem sehr naheliegenden Glauben, dass die Verhältnisse überall wie hier lägen, so würde es verständlich werden, wie die verschiedenen Angaben entstehen konnten. Ich habe ja gezeigt, welche Variationen der Nervenvertheilung an den Fingern und Zehen vorkommen.

Dass die dorsalen Zehennerven meistens, die dorsalen Fingernerven häufiger bis zur Nagelbasis sich erstrecken, ist eine nicht wegzuleugnende Thatsache, wie es aber umgekehrt auch vorkommt, dass volare und plantare Nerven kleinere oder grössere Abschnitte des Finger- resp. Zehenrückens innerviren. Eins von beiden muss natürlich dem ursprünglichen Verhalten entsprechen.

Meiner Ansicht nach muss man es als das Primäre auffassen, dass die Dorsalnerven die Nagelbasis erreichen, während ich dem zweiten Falle nur eine secundäre Bedeutung zugestehen möchte.

Dafür scheinen mir zunächst folgende vergleichend anatomische Beobachtungen zu sprechen:

Bei Calyptocephalus Gayi Bibr., den ich seiner Grösse wegen als Untersuchungsobject wählte, liessen sich nämlich die dorsalen Digitalnerven bis zur äussersten Spitze der Zehen hin darstellen. Ich konnte ferner die Zehenrückennerven bis an die Nägel heran verfolgen bei Alligator lucius, Haliaeus carbo, Echidna hystrix, Macropus giganteus, Cavia cobaya, Sus scropha, Felis domestica und bei Macacus cynomolgus.

Ausserdem, meine ich, spricht es für die Wahrscheinlichkeit meiner Annahme, dass bei den Zehen (abgesehen von einer Beobachtung, die wohl eine Ausnahme von der Regel darstellt), bei dem Daumen und, soweit meine bisherigen Untersuchungen ergaben, auch beim kleinen Finger (in Uebereinstimmung mit Sappey) immer, bei den drei anderen Fingern bisweilen die dorsalen Nervi digitales bis zu dem Nagel ziehen.

Zehen, Daumen, Kleiner Finger, die eine weniger ausgedehnte, mit

Nerven zu versorgende Oberfläche als der zweite, dritte und vierte Finger besitzen, zeigen die von mir als primär angenommene Art der Nervenvertheilung. Nie fand sich diese an dem Mittelfinger mit dem grössten Innervationsgebiet, dessen Nerven ausserdem eine weitere Strecke von dem Stamm aus zurückzulegen haben, als die der anderen Finger. Zeige- und Ringfinger entsprachen bald meiner Annahme, bald nicht. Liegt hiernach nicht die Vermuthung nahe, dass es von der Grösse des zu innervirenden Abschnittes, ferner von der Länge der Strecke, welche die Nerven von dem Hauptstamme aus zu durchlaufen haben, abhängt, ob ein dorsaler Digitalnerv in dem speciellen Falle den Nagel erreicht oder nicht! Dass daneben andere ursächliche Momente bestehen können, soll damit durchaus nicht geleugnet werden.

Angenommen, meine Ansicht wäre erwiesen, so bliebe es doch noch immer einer Erklärung bedürftig, weshalb der distalste Theil des Finger- und Zehenrückens einschliesslich des Hauptabschnittes des Nagels seine Nerven von der volaren resp. plantaren Seite bezieht, was ich ja mit Sicherheit überall an meinen Praeparaten beobachtet hatte.

Diese Erklärung wäre gefunden, falls sich nachweissen liesse, dass die von den ventralen[1] Nerven versorgten Partien im Laufe der individuellen oder der Stammesentwickelung eine Lageveränderung in der Weise erlitten hätten, dass sie von der ventralen Fläche auf die dorsale hinüberrückten.

Eine in dieser Richtung angestellte Untersuchung ergab Resultate, die vollkommen meinen Voraussetzungen entsprachen.

Von einem Amphibium, dem Calyptocephalus Gayi, erwähnte ich, dass die dorsalen Nerven der Zehen bis zu deren Spitze sich ausbreiteten. Die ganze ventrale Zehenfläche innervirten die ventralen Nervi digitales. Was man in Bezug auf die Verbreitung der Digitalnerven überhaupt a priori anzunehmen geneigt wäre, ist hier realisirt worden. Die Zehenspitze entspricht in gewissem Sinne dem menschlichen Nagel — beide sind das Grenzgebiet der dorsalen und ventralen Nerven.

Interessant ist es, dass bei den Amphibien die Epidermis an der Spitze der Zehen dicker als an den übrigen Abschnitten derselben ist. Bei Proteus anguineus, Salamandra maculosa und Rana temporaria fand ich die Epithelien an der Spitze und den an diese zunächst angrenzenden Partien der Zehen in mehr Schichten angeordnet als es sonst der Fall war. Es konnte dies durch Zählung und Messung nachgewiesen werden und ist von mir in Umrissskizzen, die mit dem Zeichenprisma entworfen wurden, in den Figg. 1, 2, 3 zur Anschauung gebracht. Die Zeichnungen stellen Medianschnitte durch die Zehen der drei genannten Amphibien dar.

---

[1] ventral soll fortan der Kürze halber für volar und plantar gebraucht werden.

Bei Alligator lucius ziehen die Zehenrückennerven bis zu dem Nagel[1] heran. Während die Lage des Nagels beim Menschen eine rein dorsale ist, muss man diese beim Krokodil und allen in Betracht kommenden Reptilien als endständige bezeichnen. Es ist nämlich der Nagel wie eine Kappe der letzten Phalanx aufgesetzt. Längsschnitte zeigen dies mit Deutlichkeit. Die kegelförmige Endphalanx wird von einem Hornmantel überzogen, dessen Dicke von der Basis nach der Spitze zu anwächst, wie dies aus Fig. 4 zu ersehen ist, welche einen Medianschnitt durch eine Zehe von Alligator lucius in natürlicher Grösse wiedergiebt. Auf der dorsalen Fläche reicht dieser Hornmantel bis zum Grund der Phalanx, auf der ventralen bis zum unteren Viertheil jener, an den Seitenflächen grenzt er sich demgemäss in einer gegen die Zehenaxe geneigten Linie von der Haut ab.

Der Reptiliennagel entspricht in Hinsicht der Lage vollkommen der Epithelverdickung am Ende der Amphibienzehen. Sollte man wohl letztere als Vorstufe jenes auffassen dürfen? Die gleiche Innervation beider Bildungen würde jedenfalls zu Gunsten einer solchen Annahme sprechen.

Bei den Vögeln ist der Nagel ebenso wie bei den Reptilien endständig. Fig. 5 stellt den Medianschnitt durch einen Nagel von Haliaeus carbo dar. Die hakenförmig gekrümmte, spitz auslaufende Endphalanx ist auf ihrer Rückenfläche vollkommen, auf ihrer unteren zu zwei Dritttheilen von der Hornsubstanz des Nagels bedeckt, welche nach der Spitze zu ein wenig an Dicke zunimmt und so mit ihrem scharfen Ende die Phalanx ziemlich beträchtlich überragt.

In der Klasse der Mammalier gehen die Nägel aus der endständigen Lage in die dorsale über.

Endständig sind sie bei den Monotremen.

Fig. 6 ist die Abbildung des Medianschnittes durch den Nagel von Echidna hystrix Cuv. Die sichelförmig gestaltete Endphalanx wird auf ihrer ganzen dorsalen Seite von der Hornsubstanz des Nagels überzogen. Die Oberhaut, welche bei Reptilien in einem flachen, bei Vögeln in einem stärkeren mit der Convexität gegen die Zehenspitze gerichteten Bogen gegen den Nagel auf der ventralen Fläche sich abgrenzte, dringt bei Echidna keilförmig weiter vor. In der Mittellinie hört in Folge dessen die Hornbekleidung ungefähr an der Grenze vom zweiten und letzten Dritttheil der Endphalanx auf. Die hintere (proximale) Kante des Nagels liegt also in einer Ebene, die gegen die Axe der Phalanx einen sehr spitzen Winkel bildet. Der Nagel überragt die Spitze der Phalanx fast um ein Dritttheil von der Länge des letzteren.

---

[1] Nur die drei ersten Zehen von den fünf der Vorderfüsse und den vier der Hinterfüsse sind mit Krallennägeln ausgerüstet.

Ornithorhynchus paradoxus Blumenb. besitzt gleichfalls endständige Nägel.

Ausser diesen kommen auch dorsale schon in der Ordnung Marsupialia vor. Macropus giganteus Shaw. hat an den hinteren Extremitäten endständige Nägel, an den vorderen dorsale. Fig. 7 zeigt den Medianschnitt durch die Mittelzehe vom Hinterfuss dieses Thieres (junges Exemplar). Auffallend ist die Aehnlichkeit dieses Bildes mit Fig. 4, welche einen Reptiliennagel darstellt. An der ventralen Seite wird nur das proximale Dritttheil der Endphalanx nicht vom Nagel überzogen. Die Grenzebene zwischen Nagel und Cutis ist etwas stärker als beim Alligator und um ein weniges geringer als beim Haliaeus gegen die Axe der Endphalanx geneigt Ein viel vorgeschritteneres Verhältniss findet sich an den Nägeln der vorderen Extremität des Känguruh. Hier sind die fünf Nägel dorsal gelegen; nur an der Spitze erreichen sich deren ventrale Kanten.

Diese letzte Form kommt bei Didelphys virginiana Shaw. allein vor. Die Nägel sitzen hier der dorsalen Fläche der letzten Phalanx auf. Die an der Basis getrennten ventralen Kanten des Nagels kommen nach der Spitze zu einander näher und gelangen schliesslich zum Schluss. In diese ventrale Nagellücke schieben sich nun nicht, wie dies bei Echidna der Fall war, mit der Haut auch die übrigen Weichtheile dieser Gegend, sondern die letzteren erheben sich an der Basis der Endphalanx zu der „Zehenbeere“ wodurch der Nagel zur Kralle gemacht wird.

Von den Edentaten untersuchte ich Dasypus setosus Wied. und fand einen endständigen, die Endphalanx auf der Rückenseite bis an die Basis, auf der ventralen Fläche bis zum proximalen Dritttheil bekleidenden Nagel.

Einen Schnitt durch die Zehe und die Hornbekleidung derselben von einem jungen Schwein habe ich als Fig. 8 abgebildet. Die dorsale Fläche der Phalanx ist ganz, die ventrale in ihrem distalen Dritttheil und in einem proximalwärts sich zuspitzenden Abschnitt an der medialen und lateralen Kante mit Horn bedeckt.

Die Hufe der Pferde, Rinder, Schafe möchte ich für endständige Nagelbildungen halten.

Als Beispiel für einen dorsalen Nagel gebe ich in Fig. 9 die Abbildung von dem Medianschnitt durch eine Kaninchenzehe. Der Nagel überzieht den Rücken und die Seitenflächen der Endphalanx, die er mit seiner Spitze beträchtlich überragt. Auf der ventralen Seite kommt der Hornmantel nicht zum Schluss, ein schmaler Strang weichen Gewebes zieht bis gegen das Ende des Nagels in der ventralen Rinne dahin. An der äussersten Spitze ist die Nagelrinne geschlossen. Durch die starke Neigung der letzten Phalanx gegen die vorletzte in dorsaler Richtung und die kuppenförmige Erhebung der ventralen Weichtheile an der Basis der Endphalanx wird der Nagel zur Kralle.

Ein ganz ähnliches Verhalten weisen die Krallen der Carnivoren auf. Der eigenthümliche scheidenartige Fortsatz, der von der Basis der Endphalanx aus den Nagelgrund mehr oder weniger weit umzieht, complicirt wohl nicht unwesentlich die Formverhältnisse, erzeugt aber keine principielle Verschiedenheit. Bei allen Familien der Raubthiere überragt die Endphalanx auf der Rücken- und den Seitenflächen von Nagelsubstanz bedeckt die Zehenspitze. Der Nagel erstreckt sich in Form einer unten offenen Hohlrinne mehr oder weniger weit noch über das Ende der Phalanx hinaus. Die Hohlrinne schliesst sich an der Spitze oder bleibt auch hier bestehen.

Bei Macacus cynomologus präsentirt sich der Nagel als dorsal gelegene Bildung, wie dies aus Fig. 10 und 11 ersichtlich wird. Fig. 10 ist die Abbildung des Medianschnittes der grossen Zehe. Fig. 11 von der Mittelzehe. Es ist dieser Nagel an der grossen Zehe und an dem Daumen weniger stark gewölbt als an den übrigen Zehen und Fingern, wo er eine vollkommene Halbrinne darstellt. Eine deutliche endständige Beere findet sich an Fingern und Zehen; es gliedert sich aber von dieser noch ein dorsaler Theil, welcher eine kurze Strecke unter dem Nagel hinzieht, ab.

Beim Menschen gleicht sich die Einsenkung zwischen diesen beiden Theilen aus, die Finger- und Zehenbeere überragen den Nagel, der eine flachere Rinne darstellt als bei einem der sonst beobachteten Individuen. Fig. 12, ein Medianschnitt durch das letzte Glied des menschlichen Ringfingers, möge dies erläutern.

Recapitulire ich noch einmal meine Beobachtungen, so fand sich, dass die Nägel ursprünglich endständig auftreten.

Ich will absehen von der Epithelverdickung an der Spitze der Zehen der Amphibien.

Bei den Reptilien, wo zum ersten Mal ein wirklicher Nagel erscheint, scheidet dieser die Endphalanx der Zehen ein. Dass der Nagel auf der ventralen Fläche nicht ganz so weit wie auf der dorsalen zurückreicht, ist die erste Andeutung davon, in welcher Richtung die Veränderungen am Nagel bei den höheren Thieren stattfinden. Die Grenze zwischen der Oberhaut (und den etwaigen sonstigen in Frage kommenden Weichtheilen) und dem Nagel schiebt sich auf der ventralen Fläche immer weiter gegen die Zehenspitze vor und zwar in der Weise, dass die erstere in Gestalt eines Keils mehr und mehr vordringt. So werden zunächst die basalen Theile des Nagels auseinander gedrängt und zur Seite geschoben. Es unterliegen darauf die mehr distalen Partien demselben Processe, Auf diese Weise gelangt der Nagel auf die Rückenfläche. Vor der Spitze des eindringenden Keils bewahrt der Nagel seine ursprüngliche kegelförmige Gestalt, bis schliesslich auch sein letztes Ende an der ventralen Seite rinnenförmig eröffnet wird.

In dieser Art entwickelt sich aus dem endständigen Nagel, wie ihn die Reptilien besitzen der dorsale.

Die Mannigfaltigkeit der Nagelform wird verständlich, wenn man erwägt, wie viele verschiedene Factoren an deren Zustandekommen Theil haben. Es handelt sich um die Form des Endphalanx, um die Mächtigkeit und Gestalt des Keils, welcher gegen den Nagel andrängt; es ist von Wichtigkeit, wie stark der Nagel ist und ob er das Ende des Fingers mehr oder weniger weit überragt. Mit den Variationen dieser und vielleicht noch mancher anderer Momente ändert sich auch das Resultat, die Form des Nagels.

Meine Untersuchung ergab, was sie sollte, den Nachweis, dass Abschnitte des Nagels, welche ursprünglich eine ventrale Lage einnehmen, in Verfolg durch die Thierreihe allmählich zu dorsalen sich umgestalten.

Dass die von den ventralen Nervi digitales innervirten dorsalen Partien der Finger und Zehen beim Menschen in einem gewissen Entwickelungsstadium ventral gelagert sind und mit fortschreitender Ausbildung des Körpers in die definitive Stellung hinüberwandern, konnte ich an Embryonen mit Deutlichkeit beobachten.

Ueber die ersten Vorgänge bei der Nagelbildung, um die es sich hier ausschliesslich handelt, enthält die Literatur nur spärliche, zum Theil ungenaue Notizen; eine bessere Behandlung haben die späteren Veränderungen und besonders der Verhornungsprocess gefunden.

Nach Henle[1] zeichnen sich schon im dritten Foetalmonat die Nägel durch die ringsum verlaufende Furche aus, die sich später zum Falze vertieft; aber erst im fünften Monat beginnen sie durch ihre Festigkeit von der Oberhaut sich zu unterscheiden.

Kölliker[2] giebt an, dass die Nagelentwickelung mit der Bildung des Nagelbettes im dritten Monat beginnt. Dieses grenzt sich dadurch, dass durch eine Wucherung der Haut allmählich der Nagelwall gebildet wird, von den übrigen Theilen ab. Anfangs soll das Nagelbett aus denselben Zellen wie die Oberhaut bestehen, aber schon im dritten Monat zeichnen sich hier die Zellen des Stratum Malpighii durch ihre langgestreckte und polygonale Getalt aus. Alle übrigen Angaben beziehen sich auf die Differncirung des Nagelgewebes.

[1] J. Henle, *Allgemeine Anatomie.* Leipzig 1841. S. 274.

[2] A. Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 2. Aufl. Leipzig 1879. S. 777. — Enthält auch die in der *Mikroskopischen Anatomie* und in dem *Handbuch der Gewebelehre* niedergelegten Anschauungen.

Biesiadecki[1] sieht ebenfalls im dritten Monat die Schleimschicht in Gestalt eines leistenähnlichen Fortsatzes in das Corium hineinwuchern, der aus zwei bis drei Reihen Epithelien besteht, die denen der Schleimschicht gleichen. Zwischen diesen Zellen entsteht später der Nagel. Frey[2] bringt in seinem *Handbuch der Histologie* keine neuen Beobachtungen. Ebenso enthalten die Angaben in Quain's[3] Anatomie nichts Neues. Am ausführlichsten behandelt die ersten Entwickelungsstadien des Nagels Unna[4]. Bei zwei bis drei monatlichen menschlichen Embryonen ist die Oberfläche der letzten Finger und Zehenglieder glatter und glänzender als die übrige Haut und der Unterlage straffer angewachsen, was den Schein von der Existenz von Nägeln erweckt. Histologisch ist diese Partie, welche nach vorn durch eine an der Fingerkuppe entlang laufende Rinne, hinten durch eine schräg nach innen und hinten eindringende Epitheleinsenkung begrenzt wird, von der sonstigen Oberflächenbekleidung zu sondern. Die Oberhaut besteht überall aus einem mehrschichtigen Epithel, welches aus schönen Cylinderzellen, darüber zwei bis drei Stachelzellenreihen und einigen Hornzellenlagen besteht, während hier ein cubisches Epithel, eine schwächere Stachelschicht und eine dicke lamellöse Hornschicht vorkommen. Dieser Abschnitt ist ferner durch festes und relativ älteres Bindegewebe mit der knorpeligen Endphalanx dicht verbunden. Die dicke lamellöse Hornschicht, welche vom Rücken des zweiten Gliedes bis an die Fingerkuppe zieht, hält Unna für den Ueberrest einer in den ersten Foetelmonaten vorkommenden Hornschicht, wie sie Welker als „Epitrichium" bei Bradypus beschrieb, der sich nur am Nagelgliede als „Eponychium" erhält und die darunterliegenden Gebilde an der freien Entwickelung behindert. So war bei einem $4^1/_2$ monatlichen Embryo die zwischen der hinteren Epithelleiste (Nagelfalz) und der vorderen Rinne gelegene dorsale Partie (das Nagelbett) frei von Papillen und Epitheleinsenkungen, während diese sonst überall an der Oberhaut auftraten.

Bei der Beschreibung einer sechsmonatlichen Zehe bemerkt Unna, dass bei dem fortwährenden Wachsthum aller übrigen Theile des Zehengliedes das Zurückbleiben der Nagelgegend immer auffallender hervortritt. „Der Nagelfalz, obgleich er sich fast um das Doppelte vergrössert hat, reicht

---

[1] A. Biesiadecki, Stricker's *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere.* Leipzig 1871. Bd. I. Cap. XXVI. Nägel. S. 612.

[2] H. Frey, *Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen.* 5. Aufl. Leipzig 1876. S. 181.

[3] Quain's *Elements of Anatomy.* Edit. VIII. London 1876. Vol. II. p. 219.

[4] P. Unna, Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1876. Bd. XII. S. 665—741. — Entwickelungsgeschichte und Anatomie (der Haut) v. Ziemssen's *Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie.* 1883. S. 38.

nicht mehr bis zu den Condylen der Phalanx nach hinten und die obere Epithelrinne nicht mehr auf die Zehenkuppe nach vorn, sondern ist bei dem stetigen Wachsthum der Phalanx auf den Rücken derselben verschoben, da sie mit dem Nagelwall immer noch durch das Eponychium eng zusammengehalten wird." Das Eponychium hatte bei einem achtmonatlichen Fötus in seinem ganzen vorderen Abschnitte „dem Wachsthumsbestreben der Umgebung nachgegeben." Es lag nur noch dem hinteren Theile des eigentlichen Nagels als ein breites „vorderes Hornplättchen" auf. Der vordere Theil der Zehenkuppe erzeugte, von dem Drucke des Eponychiums befreit, einen mächtigen Wulst von Hornschicht. An dem Nagel der Neugeborenen sah Unna an dem Nagelbett, nun da der Druck von Seiten des Eponychiums nicht mehr einwirkte, Epithelzapfen in die Tiefe wuchern.

Das wäre Alles oder wenigstens das Wesentlichste, was bis jetzt über die früheren Stadien der Nagelentwickelung bekannt ist.

Bevor ich nun das Ergebniss meiner Beobachtungen mittheile, schildere ich in Kürze die Untersuchungsmethode.

Ich studirte hauptsächlich Sagittalschnitt durch die Finger und Zehen von verschiedenaltrigen menschlichen Embryonen. Querschnitte wurden nur zur Erleichterung des Verständnisses der Formverhältnisse und zur Controlle angefertigt.

Die Objecte waren in Müller'scher Lösung und Alhohol; einige wenige nur in Alkohol erhärtet. Die ganzen Praeparate (Hände und Füsse des Embryonen) wurden mit Alauncarmin[1] gefärbt und in Parafin eingebettet geschnitten.[2] Eine Schnittdicke von 20 μ genügte vollkommen

---

[1] Alauncarmin wende ich mit sehr gutem Erfolge zum Durchfärben umfangreicher Objecte an. Weder mit einer anderen Carminlösung noch mit Haematoxylin konnte ich eine gleich gute Wirkung erzielen. Das gewöhnliche Alauncarmin, wie es z. B. Grenacher angiebt, dampfe ich stark ein bis auf $^1/_3$ oder $^1/_4$ der ursprünglichen Menge und lasse darin im Allgemeinen die Praeparate 24 Stunden liegen. Für kleinere Gegenstände genügt schon $^1/_2$ Stunde, während ich sehr grosse Objecte auch zwei Tage lang in der Lösung belasse. Als zweckmässig erwies sich mir, in der feuchten Kammer zu färben, weil auf diese Weise sich einfach ein Auskrystallisiren von Allaun und so eine Gefährdung des Messers vermeiden lässt. Ausser dem Durchdringen grosser Praeparate gewährt die Anwendung des Allauncarmins die bekannten Vorzüge, dass selbst bei wochenlanger Einwirkung keine Ueberfärbung und stets reine Kerntinction eintritt.

[2] Nach den Angaben von Gaule (s. E. A. Birge, Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark des Frosches. *Dies Archiv*, Physiol. Abth. 1882. S. 435—480) werden die Praeparate nach vorausgegangener Durchtränkung mit Nelkenöl in einem Gemisch von Terpentinöl und Parafin (1:1) erwärmt und darauf in Parafin vom Schmelzpunkt 56° C. eingebettet. Geschnitten wurde auf dem sehr empfehlenswerthen Leitz'schen Support-Mikrotom mit trockenem Messer. Das Aufrollen der Schnitte vermied ich ganz leicht dadurch, dass ich mit einem feinen Haarpinsel dieselben sanft niederdrückte. Ein Tropfen Alkohol fixirt, wie bekannt, die Schnitte

für alle Untersuchungszwecke und hatte den Vortheil, dass kein Schnitt verloren ging. So wurde es leicht, den Medianschnitt durch einen Finger oder eine Zehe zu finden — was bisweilen wichtig war — durch einfaches Abzählen von den beiden Tangentialschnitten aus.

Der jüngste der von mir untersuchten Embryonen, bei dem ich, wenn auch keinen eigentlichen Nagel, so doch die Grundlage der Nagelbildung zu Gesicht bekam, maass vom Scheitel bis zur Ferse 58 mm, vom Scheitel bis zum Steisse 41 mm. Die Länge der oberen Extremitäten betrug 19, die der unteren 18 mm. Die Augen waren bis auf einen feinen Spalt verschlossen. Eine Andeutung der Ohrmuschel war bereits vorhanden. Die Mündungen von Darm- und Urogenitalapparat waren noch nicht getrennt. Zehen und Finger waren zwar deutlich gesondert, aber eine Andeutung der Nagelgrübchen war selbst nicht bei Lupenvergrösserung bemerkbar, dagegen zeigten dabei, aber auch schon makroskopisch, die Finger und Zehen endständig sitzende kleine hügelige Hervorwölbungen von einem geringeren Durchmesser als jene. Es erinnerten diese Bildungen unwillkürlich an die von Hensen[1] bei einem menschlichen Embryo aus der Mitte der siebenten Woche beobachteten krallenartigen „Urnägel", und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich sie für identisch halte. An dem jüngeren Hensen'schen Embryo zeigte sich an der Hand eine Aehnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität eines Carnivoren, die Polster waren bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt. An Stelle der Nägel fanden sich an Händen und Füssen krallenartige Ansätze, aus einem lockeren, nicht vom Mesoderm gestützten, Gefüge von Epithelzellen bestehend, die sich sehr leicht abstossen. Die Nägel legen sich nach Hensen unter diesen Auswüchsen mit kleinen rundlichen Feldern an und scheinen durch solche Epidermisabstossungen vorbereitet zu werden. Ich komme später hierauf noch des Näheren zurück.

Nach den oben angeführten Körpermaassen des Embryo und den sonstigen Angaben würde ich geneigt sein, im Anschlusse an Toldt's[2] Be-

---

am Objectträger, so dass das Praeparat von Parafin völlig befreit (am besten mit Xylol) und noch nachträglich beliebig gefärbt werden kann, ohne dass es irgendwie gefährdet wird oder eine Lageverschiebung entsteht. Ein weiterer Vortheil dieses Anklebens mit Alkohol scheint mir zu sein, dass man Schnitte, die für einen anderen Zweck sich brauchbar zeigen, während sie für den vorliegenden gerade nicht genügen, Jahre lang so aufbewahren kann — eine oft nicht unbedeutende Ersparniss an Zeit und Deckgläschen.

[1] V. Hensen, Beitrag zur Morphologie der Körperform und des Gehirns des menschlichen Embryo. *Dies Archiv*. 1877. S. 4.

[2] C. Toldt, Ueber die Altersbestimmung menschlicher Embryonen. *Prager Wochenschrift*. 1879.

stimmungen ein Alter von 9—10 Wochen (von anderer Seite waren sieben Wochen angenommen) für diesen Embryo anzunehmen.

Meiner weiteren Beschreibung lege ich Schnitte zu Grunde, welche genau durch die Mitte der Finger und Zehen gehen, also durch die Mittelebene sämmtlicher Phalangen und den kleinen endständigen Höcker („Urnagel“) verlaufen. Das, was ich auf diesen Schnitten für die Nagelanlage zu halten geneigt bin, ist eine ringsum durch eine Einsenkung der gesammten Epidermis begrenzte Hautpartie, die sich in nichts von der übrigen Haut unterscheidet. Letztere überzieht in gleichmässiger Dicke Finger und Zehen des Embryo. Nach innen zu gelegen findet sich als Anlage des Stratum Malpighii eine einfache Zellenreihe, die sich beim ersten Blick durch ihre dunklere Kerntinction markirt und aus grosskernigen Cylinderepithelien zusammengesetzt ist; darüber liegen in wenigen Schichten (ein bis zwei) geordnete Zellen von polygonaler Gestalt mit deutlichen Intercellularbrücken und kleinerem, schwächer tingirten Kern; die Oberfläche bekleidet eine dünne Hornlage mit deutlichen flachen Kernen.

Was die genauere Lage der Stelle anbetrifft, welche sich durch die Epidermiseinsenkung am distalen Ende der Finger und Zehen markirt, und die ich für den „primären Nagelgrund“, auf dem sich später der definitive Nagel bildet, halten möchte, so ist die Bestimmung derselben an den einzelnen Fingern und Zehen, wie mich bedünkt, von ganz besonderer Wichtigkeit. Während nämlich bei der fünften Zehe die eine Einsenkung der Oberhaut fast in der Höhe der Mitte der dorsalen Fläche der Endphalanx (auf dem Medianschnitt), die andere wenig unterhalb der Mitte der ventralen Fläche derselben gelegen ist, rückt bei dem Daumen die dorsale Einsenkung der Cutis bis nahe zu dem proximalen Ende der Endphalanx zurück und die ventrale bis zur volaren Spitze jener vor. Die vier anderen Zehen und Finger zeigen die vermittelnden Uebergänge zwischen diesen beiden extremen Lagen.

Wie ich später an älteren Embryonen zeigen werde, rückt die durch die beiden Einsenkungen auf dem Medianschnitt markirte Stelle, welche ich fortan der Kürze halber mit dem indifferenten „primären Nagelgrund“ bezeichnen will, mit fortschreitender Entwickelung des Embryo immer mehr und mehr auf die dorsale Seite des Fingers bez. der Zehe hinüber, immer aber bleibt der angeführte Lageunterschied bei den einzelnen Fingern und Zehen mehr oder weniger deutlich erkennbar. Ferner will ich hier gleich hervorheben, dass das Hinüberwandern des primären Nagelgrundes nicht, wie aus Obigem hervorgehen könnte, in gleichmässiger Weise von der fünften Zehe zum Daumen hin sich vollzieht, sondern einmal von der fünften Zehe zur ersten, und dann von dem kleinen Finger zum Daumen,

doch so, dass der primäre Nagelgrund des kleinen Fingers meist etwas weniger weit als der der grossen Zehe in dorsaler Richtung gewandert ist.

Die Topographie der Nagelanlage scheint mir am besten durch ihr Verhalten zur Endphalanx bestimmt zu sein. Die Axe der letzteren wird mit der Verbindungslinie der beiden Epidermiseinsenkungen, welche auf dem Medianschnitt den primären Nagelgrund von der übrigen Haut abgrenzen, einen Winkel bilden, welcher diese Beziehung ausdrückt.

Je weiter die ventrale Einsenkung — so möchte ich der Kürze wegen fortan die ursprünglich ventrale, dann aber distale Epidermiseinbuchtung im Gegensatz zu der proximalen, dorsalen, benennen — auf der ventralen Seite liegend von der Spitze entfernt ist, um so mehr wird sich der Winkel dem rechten nähern; mit dem Hinüberrücken der ventralen Einsenkung über die Spitze auf die dorsale Seite wird der Winkel immer kleiner und kleiner werden, bis schliesslich die beiden Linien einander parallel verlaufen. Wenn nun auch dieser Winkel die Neigung des primären Nagelgrundes gegen die Phalanx angiebt, so bezeichnet er doch nicht specieller die Lage der beiden Cutiseinsenkungen in ihrer Beziehung auf die Phalaux. Um diese festzustellen, verbinde ich die ventrale Einsenkung mit dem distalen Ende der Phalanxaxe die dorsale mit dem proximalen. Der Winkel, von der ersten Linie und der Axe der Phalanx gebildet, wird, wenn die ventrale Einsenkung gerade in der Verlängerung dieser Axe liegt, ein gestreckter sein; er wird anwachsen beim Hinüberrücken der Einsenkung auf die dorsale Seite und wird sich um so mehr verkleinern, je weiter ventralwärts jene liegt. Die zweite Linie und die Axe der Phalanx bilden einen Winkel, der gleich einem rechten ist, wenn die dorsale Einsenkung in der Höhe des proximalen Axenendes liegt und wird mit dem Vorrücken derselben gegen die Spitze hin kleiner.

Die durch Abzählen von den Tangentialschnitten aus gefundenen Medianschnitte durch die Zehen und Finger wurden bei 50facher Vergrösserung (Leitz, System 3, Ocular 0, 160 mm Tubuslänge) mit dem Zeichenprisma gezeichnet und in die Abbildungen die eben erwähnten Hülfslinien eingetragen. Die Bestimmung der Winkelgrössen wurde nun durch Ablesen an einem Transporteur ausgeführt. Es mussten bei der Anwendung dieser Methode manche Fehler mit unterlaufen. So war es vor Allem nicht ganz leicht, in jedem Falle mit Sicherheit die Axe der Nagelphalanx zu construiren. Bei der Unregelmässigkeit der Begrenzungslinien führte ich meistens dem Augenmaass folgend die Linie aus. Auch die Winkelbestimmung mit Hülfe eines Transporteurs ist natürlich eine zu nicht absolut genauen Resultaten führende. Es schien mir dies aber auch keineswegs nothwendig erforderlich. Es kam mir nur auf relative Werthe an. Natürlich wurden die Messungen ganz unbefangen, ohne Rücksicht auf das

erwünschte Resultat ausgeführt, und wenn sie dennoch, wie ich es im Folgenden zeigen werde, eine auffallende Gesetzmässigkeit ergaben, so spricht das nur für die Gesetzmässigkeit der vorhandenen Verhältnisse.

Bei dem vorhin beschriebenen neun bis zehn Wochen alten menschlichen Embryo fand ich folgende Winkelgrössen, welche ein Urtheil über die Lage des primären Nagelgrundes ermöglichen sollen:

Embryo I.	Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx.	Winkel, der die Lagebeziehung der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx ausdrückt.	Winkel, der die Beziehung der dorsalen Einsenkung zur Basis der Endphalanx ausdrückt.
5. Zehe	70°	—	65°
4. "	63°	75·5°	82°
3. "	58°	77°	91°
2. "	56·5°	86°	78°
1. "	52°	88°	71°

Wie die Tabelle ergiebt, nimmt die Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx von der fünften Zehe zur ersten constant ab, d. h. der primäre Nagelgrund rückt aus seiner fast endständigen Stellung bei der fünften Zehe mehr und mehr nach der dorsalen Seite hinüber. Die zweite Zahlenreihe der Tabelle giebt in den Winkeln eine genaue Bezeichnung von der Lage der ventralen Epidermiseinsenkung: die anwachsenden Zahlen bezeichnen ein Hinanrücken dieser Stelle nach der Spitze zu. (Bei der fünften Zehe konnte der Winkel nicht mit Sicherheit bestimmt werden, weil die Enden der dritten Phalanx nicht deutlich erkennbar waren.) In der dritten Rubrik endlich befindet sich der grösste Winkel für die dritte Zehe notirt und sowohl nach der ersten als auch nach der fünften hin zeigt sich eine Grössenabnahme, was ein distales Vorrücken der dorsalen Einsenkung bedeutet.

Die entsprechenden Winkelmessungen konnte ich nicht an allen Fingern dieses Embryo ausführen, da die ventrale und dorsale Nageleinsenkung zu wenig deutlich für unzweifelhaft richtige Resultate hervortraten. Es liess sich jedoch auch hier mit einem ziemlich hohen Grad von Gewissheit ein Weiterrücken des primären Nagelgrundes von dem kleinen Finger zum Daumen hin erkennen. Bei den drei ersten Fingern, wo sich der Neigungswinkel des primären Nagelgrundes gegen die Axe der Endphalanx mit Sicherheit bestimmen liess, wuchs dieser von 29° zu 30°, zu 31°. Die ventrale Epidermiseinbuchtung lag endständig: am dritten Finger am weitesten,

beim Zeigefinger weniger und beim Daumen am wenigsten weit nach der volaren Seite hin.

An den Praeparaten von den Zehen, von denen als Fig. 13 der Medianschnitt durch die vierte linke Zehe wiedergegeben ist, springt ein sehr merkwürdiges Verhalten der Zehenbeere in die Augen. Dieser durch eine stärkere Bindegewebsentwickelung ausgezeichnete Abschnitt der Zehen bez. Finger liegt nicht nur beim Erwachsenen, sondern auch bei älteren Embryonen stets an dem distalen Ende. Bei dem vorliegenden Object nun ist die Zehenbeere beträchtlich in proximaler Richtung zurückgewichen oder, richtiger noch nicht in die definitive Lage gekommen. Auf der plantaren Fläche der Zehen tritt die Beere in Gestalt einer Halbkugel hervor, die sich von der zweiten bis zur Mitte der dritten Phalanx erstreckt. Ihre distale Grenze schiebt sich natürlicher Weise gleichzeitig mit der ventralen Nageleinsenkung gegen die Zehenspitze vor. Mit dem primären Nagelgrund zugleich rückt auch die Zehenbeere distalwärts. (Die Fingerbeere war bei den untersuchten drei Fingern bis an's Ende der volaren Fläche gelangt).

Selbstverständlich wird der Umstand, dass die Spitze der Zehen dünner ist als der übrige Theil, was ja als Folge von der Lage der Beere sein muss, sich makroskopisch in der Weise äussern, dass man dem Ende der gleichmässig dicken Zehe ein Höckerchen aufsitzen sieht.

In dieser Weise glaube ich auch die „Urnägel" Hensen's deuten zu können, was freilich nur eine Vermuthung sein kann, da Hensen keine Durchschnittsbilder der fraglichen Gebilde gegeben hat.

Die geschilderten Formverhältnisse fand ich in einer äusserst interessanten Uebereinstimmung mit denen bei einem Rattenembryo auf einer viel höheren Entwickelungsstufe. Ich habe deshalb Fig. 13 und 18 nebeneinandergestellt, von denen die letztere einen Medianschnitt durch den vierten linken Finger eines 3·1 cm langen Rattenembryo, mit der Camera lucida gezeichnet, wiedergiebt. Die Aehnlichkeit beider Bilder ist ganz auffallend: der primäre Nagelgrund wird hier wie da durch eine Epidermiseinsenkung begrenzt, die Beere erreicht an beiden nicht die Spitze des Gliedes. Während nun aber dieser Zustand etwa dem definitiven der mit Krallen bewaffneten Ratten entspricht, bildet er beim Menschen ein ganz frühes Entwickelungsstadium.

Die weiteren Vorgänge bei der Nagelbildung will ich an einem Embryo darzustellen versuchen, der im Alter von 11—12 Wochen stand. Die Länge vom Scheitel bis zum Fuss betrug 61 mm. Die oberen Extremitäten maassen etwas weniger als die unteren, jene 24, diese 26 mm. Die Lider waren vollständig verklebt. Zwischen der Mündung des Darmtractus und des Urogenitalapparates war bereits eine Trennung eingetreten. Die deut-

lich gesonderten Finger und Zehen liessen die erste Andeutung der Nagelgrübchen erkennen. Trotzdem war ein wirklicher Nagel nicht nachweisbar. Statt dessen wurde am Ende der Zehen und Finger eine Partie der Cutis durch eine ringförmige Einbuchtung derselbe als primärer Nagelgrund abgegrenzt. Die Oberhaut war über diesem Abschnitt nicht anders zusammengesetzt als sonst; sie bestand aus einer stärker tingirte Kerne tragenden Schicht von Cylinderepithelien, einer zwei- bis dreifachen Lage von Stachelzellen und einer Hornschicht mit deutlichen, quergestellten Kernen. Die Phalangen bestehen aus Zellen, die different von den umgebenden sind, eine scharfe Abgrenzung, besonders an den Gelenkenden, besteht aber nicht, sondern hier schiebt sich zwischen sie das umgebende Gewebe.

Von den Zeichnungen sind die, welche die Medianschnitte durch die vierte Zehe und den Ringfinger des Embryo darstellen, als Figg. 14 und 19 beigegeben.

Die Resultate der in gleicher Weise, wie bei dem erstem Embryo ausgeführten Winkelmessungen stellt folgende Tabelle dar:

Embryo Nr. II.	Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx.	Winkel, der die Lagebeziehung der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx ausdrückt.	Winkel, der die Lagebeziehung der dorsalen Einsenkung zur Basis der Endphalanx ausdrückt.
5. Zehe.	53°	—	65°
4. „	51°	94°	72°
3. „	48°	104·5°	78·5°
2. „	45°	110°	66°
1. „	—	—	65°
5. Finger.	35°	142°	65°
4. „	29°	160°	74°
3. „	27°	161°	65°
2. „	25°	164·5°	58°
1. „	—	—	55°

Es vermindern sich also auch hier von der fünften Zehe zur zweiten und von dem kleinen Finger zum Zeigefinger (am Daumen und der grossen Zehe konnten wegen der Undeutlichkeit der ventralen Einsenkung die Messungen nicht ausgeführt werden) die Winkelgrössen, welche die Neigung des primären Nagelgrundes zur Endphalanx bezeichnen; und in demselben Maasse, als sich der primäre Nagelgrund aus seiner ventralen Stellung in

dorsaler Richtung fortbewegt, ändert sich der Winkel, der die Lage der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx bestimmt. (Es ist dieser Winkel ausser bei der grossen Zehe und dem Daumen auch bei der fünften Zehe nicht angegeben, weil bei letzterer das distale Ende der Nagelphalanx sich auf dem betreffenden Schnitt nicht sicher darstellte.) Die Zahlen der dritten Rubrik lehren, dass bei der dritten Zehe und dem Ringfinger die dorsale Einbuchtung sich mehr der Basis der Endphalanx nähert, als bei den anderen Zehen und Fingern, dass sie am weitesten entfernt ist bei der ersten und fünften Zehe und dem Daumen und kleinen Finger.

An der fünften, vierten, dritten und zweiten Zehe hat die Zehenbeere ihre endständige Lage noch nicht eingenommen, sondern erstreckt sich über die Nagelphalanx und die distale Hälfte der zweiten. Es wird also auch hier der primäre Nagelgrund vor derselben nach Art eines kleinen Höckerchens der Spitze der Zehen aufsitzen, ohne freilich die starke Prominenz, wie bei dem ersten Embryo, zu besitzen. An den Fingern war die Beere deutlich bis an's Ende ihrer ventralen Fläche gerückt; bei der grossen Zehe schien dasselbe stattzuhaben.

Ein dritter Embryo, den ich genauer beschreiben will, stammte aus der ersten Hälfte des vierten Monats, also etwa aus der 13. bis 14. Woche. Seine Gesammtlänge von dem Scheitel bis sur Ferse betrug 96 mm, die Entfernung des Scheitels vom Steiss war 72 mm. 36 mm lang waren die oberen Extremitäten, 39 mm die unteren. Die Lider wurden verklebt gefunden. Auf der Unterfläche des Penis und dem Damm zeigte sich eine Raphe. Der Blinddarm lag vor und unter der rechten Niere. Die Ohrmuschel war deutlich erkennbar und die Nagelgrübchen erschienen ausgeprägt. Wie die Figg. 15 und 20 zeigen, welche die Medianschnitte durch die vierte Zehe und den vierten Finger dieses Embryo darstellen, ist das Verhalten der Oberhaut hier ein anderes, wie bei den beiden vorher beschriebenen Embryonen (s. Fig. 13, 14, 19).

Während sie dort dorsale und ventrale Oberfläche der Zehen und Finger und den primären Nagelgrund in gleichbleibender Dicke überzog, zeigt sich hier über letzterem eine deutlich erkennbare Dickenzunahme derselben. Diese äussert sich bei mikroskopischer Untersuchung in der Weise, dass die zwischen der überall aus Cylinderzellen bestehenden Anlage des Stratum Malpighii und der oberflächlichen Hornschicht liegenden Stachelzellen über dem primären Nagelgrund in mehr Schichten angeordnet sind, als an den übrigen Theilen. Es ist somit ein Zustand erreicht, wie ich ihn bei den Amphibien als dauernden geschildert habe.

Zur genaueren Lagebestimmung des primären Nagelgrundes wurden in der oben geschilderten Weise folgende Winkelbestimmungen ausgeführt:

Embryo Nr. III.	Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx.	Winkel, der die Lagebeziehung der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx ausdrückt.	Winkel der die Lagebeziehung der dorsalen Einsenkung zur Basis der Endphalanx ausdrückt.
5. Zehe	46·5°	107°	59°
4. „	36°	127·5°	66°
3. „	32.5°	139·5°	68°
2. „	27°	166°	68°
1. „	18·5°	188°	46°
5. Finger.	27°	147°	58°
4. „	25°	151°	52°
3. „	22·5°	157·5°	64°
2. „	17·5°	192°	60°
1. „	15°	193°	43°

Es zeigen die Zahlen dieselbe Regelmässigkeit, wie in den vorhin mitgetheilten Fällen. Der primäre Nagelgrund rückt mehr und mehr dorsalwärts, was durch die von oben nach unten immer kleiner werdenden Werthe der ersten Rubrik angezeigt wird. Die Zahlen der zweiten Reihe wachsen von oben nach unten an, d. h. die ventrale Epidermiseinsenkung nähert sich immer mehr und mehr der Zehen- bez. Fingerspitze und geht bei dem Zeigefinger und Daumen sogar über die Spitze nach der dorsalen Fläche. Die dorsale Einbuchtung der Oberhaut liegt bei der fünften und ersten Zehe und bei dem kleinen Finger und Daumen weiter entfernt von der Basis der Endphalanx, als bei den anderen Zehen und Fingern. Am nächsten dem proximalen Ende liegt die dritte und zweite Zehe und der Mittelfinger. Der fünfte Finger ist, sozusagen, in der Entwickelung hinter der grossen Zehe zurückgeblieben, was auch mit dem bisher Geschilderten im Einklang steht.

Einer besonderen Berücksichtigung bedarf noch die Lage der Zehen- und Fingerbeere. Diese erläutern am besten die Figg. 23 bis 32, Medianschnitte durch die Finger und Zehen der rechten Seite des Embryo, welche ich dem Texte beilegte, um wenigstens in einem Falle zur Anschauung zu bringen, wie verschieden die Lage des primären Nagelgrundes an den Fingern und Zehen desselben embryonalen Individuums ist. Da diese Zeichnungen ebenso, wie alle übrigen zu den Winkelbestimmungen benutzten, mit Hülfe der Camera lucida entworfen wurden, so liefern sie einen ziemlich sicheren, objectiven Erweis meiner dargelegten Anschauungen. Sie wurden nicht etwa, weil an ihnen besonders prägnant die Verhältnisse zum

Ausdruck gelangen, oder in bedeutenderem Grade als in den anderen Fällen, ausgewählt, sondern deshalb, weil hier alle Winkelmessungen mit Sicherheit ausgeführt werden konnten.

Bei den Zehen (Fig. 23—27), sieht man, zieht die Beere ungefähr von dem distalen Ende der zweiten Phalanx bis zur ventralen Epidermiseinsenkung, mit der sie allmählich an das Ende der Zehen gelangt. Bei der kleinen Zehe (Fig. 23) ragt der primäre Nagelgrund als Kuppe über die Beere am meisten hinaus; dies nimmt bei der vierten (Fig. 24) und dritten (Fig. 25) Zehe langsam ab, ist bei der zweiten (Fig. 26) kaum noch zu bemerken und die grosse Zehe (Fig. 27) lässt an ihrer Spitze die Beere als hervorragendsten Theil erscheinen. An den Fingern (Fig. 28 bis 32) erstreckt sich die Beere von der Basis der Endphalanx zur ventralen Cutiseinsenkung und überragt an der Spitze der volaren Fläche ein wenig den primären Nagelgrund.

Bei einem 15—16 Wochen alten menschlichen Embryo (No. IV, Länge vom Scheitel zur Ferse 142^{mm}, vom Scheitel zum Steiss 99^{mm}, mit 44^{mm} langen oberen und 56^{mm} langen unteren Extremitäten, bei dem die grosse Ohrmuschel mit einem dünnen breiten Hautsaum versehen war, die kleinen Schamlippen und eine Glans clitoridis deutlich erkannt werden konnten) bleiben, wie die folgende Tabelle zeigt, die Verhältnisse genau wie bei den bereits beschriebenen.

Embryo Nr. IV.	Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx.	Winkel, der die Lagebeziehung der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx ausdrückt.	Winkel, der die Lagebeziehung der dorsalen Einsenkung zur Basis der Endphalanx ausdrückt.
5. Zehe.	—	—	—
4. „	28°	137·5°	61^{6}
3. „	24°	162°	69°
2. „	22°	194°	68°
1. „	13·5°	252·5°	38·5°
5. Finger.	20°	167°	48°
4. „	17·5°	187°	52.5°
3. „	15·5°	211°	54°
2. „	10·5°	233°	52°
1. „	9·5°	261°	35°

Wie die erste Verticalreihe der Tabelle bekundet, weist wiederum der primäre Nagelgrund an der vierten Zehe[1] die stärkste, der an dem Daumen

[1] Die 5. Zehe schien mir trotz der in die Tabelle sehr wohl hineinpassenden Winkelgrössen nicht normal und soll deshalb unberücksichtigt bleiben.

die geringste Neigung gegen die Axe der Endphalanx auf und die Uebergänge finden sich in regelmässigem Fortschreiten bei den anderen Zehen und Fingern und zwar abermals so, dass die grosse Zehe dem kleinen Finger voraus ist. In völliger Uebereinstimmung hiermit sind die Ziffern der zweiten Verticalreihe. Die dritte lehrt, dass bei der zweiten Zehe und bei dem zweiten Finger die dorsale Cutiseinsenkung mehr proximal gelegen ist, als bei den anderen.

Dass bei diesem Embryo der primäre Nagelgrund die Spitze der Zehe nicht als Kuppe überragen kann, darf wohl kaum hervorgehoben werden. Die in der Tabelle mitgetheilten Zahlen schliessen dies aus. An der grossen Zehe und allen Fingern nähert sich die Lage der Beere den Verhältnissen, wie sie sich im ausgebildeten Zustande findet: sie bildet die Finger- und Zehenspitze und entspricht ziemlich genau den Abbildungen, welche ich in Figg. 10 und 11 von Macacus cynomolgus gab. Bei den vier übrigen Zehen wird die Spitze noch gemeinsam von der Beere und dem primären Nagelgrund dargestellt.

Was den Bau der Oberhaut bei diesem Embryo anbetrifft, so zeigt er in Rücksicht auf die Zusammensetzung an der dorsalen und ventralen Fläche und an dem primären Nagelgrund keine besonderen Differenzen. Es fällt nur die grössere Dicke, die auf eine Vergrösserung der Stachelzellenschicht zurückzuführen ist, in der Gegend der ventralen Einsenkung auf. Diese Stelle ist ferner dadurch merkwürdig, dass hier die einzelnen Zellenschichten mehr oder weniger durcheinander geschoben erscheinen und dass sich hier in verschieden starker Weise grosse blasige, zellenartige Gebilde mit undeutlichem Kern in der Gegend des Stratum corneum unregelmässig anhäufen, so dass es fast den Anschein hat, als wenn eine halbflüssige Masse durch zwei in verschiedener Richtung einwirkende Gewalten zum Ausweichen gebracht wird. Die dorsale Einbuchtung Epidermis erschien bisher als eine flache Grube, die sich in senkrechter Richtung zur Phalanx in das Bindegewebe einsenkte. Aus dieser flachen Grube entwickelte sich schon an den Fingern des Embryo III (Fig. 28 und 32) eine schräg gegen die Basis der Nagelphalanx gerichtete tiefere Einstülpung. Diese findet sich ebenfalls, und zwar in noch stärkerer Ausbildung, bei dem Embryo IV (Figg. 16 und 21). Man sieht deutlich die dunkelkernigen Zellen des Stratum Malpighii als fingerartigen Fortsatz in ventral-proximaler Richtung gegen die Basis der Endphalanx hinziehen. Das Innere dieses hohlen Fortsatzes wird von etwa zwei Lagen abgeplatteter Stachelzellen erfüllt, zwischen die sich oft ein feiner Ausläufer des Stratum corneum eine Strecke weit hinein verfolgen lässt. An der Oberfläche zieht die Hornschicht über diese Einsenkung fort, ihr nur in einem flachen Grübchen folgend.

Der letzte[1] Embryo, den ich hier beschreiben will, war 17—18 Wochen alt. Seine Länge von der Ferse bis zum Scheitel betrug 205 mm, die vom Scheitel bis zum Steiss 135 mm. Diese Maasse sprechen eigentlich für ein etwas höheres Alter, doch waren am Rumpf die Haarbälge nicht zu erkennen, was nach Toldt in der Mitte des fünften Monats der Fall sein soll.

Dieser Embryo unterscheidet sich ganz wesentlich von den vier anderen dadurch, dass bei ihm die ventralen Hautpartien durch Papillenbildung und durch stark ausgebildete Schweissdrüsen ausgezeichnet sind. Frei von diesen ist nur die dorsale Haut und der primäre Nagelgrund. Die ventrale Epidermiseinbuchtung ist nicht so markirt, wie in den früheren Fällen, aber weil die Papillenbildung sich nur bis an sie heran erstreckt, leicht in ihrer Lage zu bestimmen. Die dorsale Einsenkung ist sehr tief und in einem noch spitzeren Winkel als im vorigen Falle gegen die Phalanx geneigt. Die Cylinderepithelien des Stratum Malpighii sind im Gebiet der ventralen Einsenkung besonders aber auf der proximalen Seite derselben niedriger als sonst und an letzter Stelle wohl als cubisches Epithel zu bezeichnen. Zwischen die in mehreren Lagen in die Ausstülpung eindringenden Stachelzellen lässt sich das Stratum corneum hinein verfolgen. In der Nachbarschaft dieses, in der Axe der Einsenkung gelegen, treten nun zum ersten Mal durch ihre Grösse und glasige Beschaffenheit ausgezeichnete Zellen auf, welche eine Rolle bei der Bildung des definitiven Nagels spielen. Die Epidermis, welche auf der dorsalen Fläche sich auch noch durch die geringere Stärke von der ventralen unterscheidet (was hauptsächlich durch das Vorhandensein von weniger Stachelzellschichten bedingt wird) hat ihre grösste Mächtigkeit im distalen Abschnitt des primären Nagelgrundes. Das Stratum corneum ist an dieser Stelle merkwürdig zusammengestaut, Klumpen zellenartiger, kernloser oder mit undeutlichem Kern versehener Gebilde liegen einem vielfach gespaltenen und aufgelockerten Lager von Hornlamellen auf, welches als dicke Schicht den primären Nagelgrund bedeckt und nach beiden Seiten hin in das Stratum corneum übergeht. Es ist das Eponychium Unna's wohl identisch hiermit.

Die Lagebeziehuug des primären Nagelgrundes stelle ich wie bisher durch folgende Winkel fest:

---

[1] Meine Untersuchungen haben sich selbstverständlich über mehr als diese fünf Embryonen erstreckt. Zunächst wurden die Resultate, wenn möglich, an gleich alten Objecten controlirt; ausserdem sind auch Zwischenstadien einer genaueren Betrachtung unterworfen. Da alle Praeparate ausnahmslos dasselbe Verhalten zeigten, wurde diese engere Auswahl getroffen.

Embryo Nr. V.	Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx.	Winkel, der die Lagebeziehung der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx ausdrückt.	Winkel, der die Lagebeziehung der dorsalen Einsenkung zur Basis der Endphalanx ausdrückt.
5. Zehe	21°	180°	26°
4. "	19°	185°	53°
3. "	15°	190°	56°
2. "	11°	220°	62°
1. "	8°	240°	40°
5. Finger.	9°	215°	44°
4. "	6°	230°	45°
3. "	5°	245°	50°
2. "	3°	270°	61°
1. "	0°	295°	44°

Ueberall ist hier der primäre Nagelgrund von der ventralen Seite weggerückt; bei dem Daumen liegt er parallel der Axe der Endphalanx. Es ist also für diesen das embryonale Stadium eingetreten, das dem entwickelten gleich ist. Der primäre Nagelgrund der fünften Zehe bildet mit der Axe der Nagelphalanx den grössten Winkel, der sich constant verkleinert bis zur grossen Zehe. Dieser Winkel ist, wie es auch bei den vier anderen Embryonen der Fall war, etwas grösser als an der ersten Zehe, bei dem kleinen Finger und wird gleich 0, in allmählichem Uebergange durch den vierten, dritten und zweiten Finger zum Daumen hin.

Die ventrale Einsenkung, die bei der kleinen Zehe genau in der Verlängerung der Phalanxaxe liegt, rückt auf der Dorsalseite in proxialer Richtung constant vor.

Die dorsale Einsenkung liegt bei der zweiten Zehe und dem zweiten Finger näher der Basis der Endphalanx, als bei den anderen Zehen und Fingern. Am meisten distalwärts ist sie gerückt bei der fünften und ersten Zehe und bei dem kleinen Finger und Daumen.

Die Zehen- und Fingerspitze wird in allen Fällen von der Beere gebildet, wie dies Fig. 17 und 22 zeigen.

Aus der bisherigen Darstellung hat sich also ergeben, dass nicht nur bei dem einzelnen Embryo ein Unterschied in der Lage des primären Nagelgrundes der Zehen und Finger vorhanden ist, sondern dass auch im Laufe der Entwickelung ein Herumwandern jenes von der ventralen nach der dorsalen Seite zu constatiren ist. Diese Thatsache, welche mit Evidenz

aus der Betrachtung der beigegebenen Zeichnungen (Figg. 13—22) hervorgeht, scheint mir ganz besonders deutlich durch die folgende tabellarische Zusammenstellung demonstrirt zu werden.

Winkel, welche die Neigung des primären Nagelgrundes zur Axe der Endphalanx ausdrücken:

Nummer des Embryo.	5. Zehe.	4. Zehe.	3. Zehe.	2. Zehe.	1. Zehe.	5. Finger.	4. Finger.	3. Finger.	2. Finger.	1. Finger.
I	70°	63°	58°	56·5°	52°	—	—	33°	31°	29°
II	53°	51°	48°	45°	—	35°	29°	27°	25°	—
III	46·5°	35°	32·5°	27°	18·5°	27°	25°	22·5°	17·5°	15°
IV	—	28°	24°	22°	13·5°	20°	17·5°	15·5°	10·5°	9·5°
V	21°	19°	15°	11°	8°	9°	6°	5°	3°	0°

In den horizontalen Rubriken ist, was schon oben des Weiteren ausgeführt wurde, durch die von links nach rechts hin abnehmende Grösse der Winkel ausgedrückt, dass ausnahmslos die Nagelanlage von der fünften Zehe zur ersten hin und von dem kleinen Finger zum Daumen mehr und mehr dorsalwärts wandert. Die Tabelle zeigt, dass dieses Hinüberwandern ein constantes, ununterbrochenes ist. Der Winkel für die fünfte Zehe ist stets grösser als der für die vierte, dieser wiederum grösser als der für die dritte und so übertrifft der letztere den für die zweite an Grösse, wie dieser den ersten. Dasselbe gilt für die Nägel der Finger. Hervorheben möchte ich an der Hand der Zusammenstellung, dass der primäre Nagelgrund des fünften Fingers sich stets mehr ventralwärts befindet als der der ersten Zehe.

In Rücksicht auf den Entscheid der mich interessirenden Frage sind aber wohl die verticalen Rubriken von grösserem Interesse, die in klarster Weise die Lageveränderung des primären Nagelgrundes bei der fortschreitenden Ausbildung zeigen. Mit dem zunehmenden Alter des Embryo verringert sich in allen zehn Fächern die Winkelgrösse, d. h. je älter ein Embryo ist, um so mehr rückt bei jedem Finger und bei jeder Zehe der primäre Nagelgrund von der ventralen Seite auf die dorsale hinüber.

Wie sich die in dem Medianschnitt als Begrenzungen des primären Nagelgrundes markirenden Einbuchtungen der Oberhaut verhalten, wird durch eine Zusammenstellung der bisher getrennten Daten auf's beste zu zeigen sein.

Zunächst die Winkel, welche die Lagebeziehung der ventralen Einsenkung zur Spitze der Endphalanx ausdrücken:

Nummer des Embryo.	5. Zehe.	4. Zehe.	3. Zehe.	2. Zehe.	1. Zehe.	5. Finger.	4. Finger.	3. Finger.	2. Finger.	1. Finger.
I	—	75·5°	77°	86°	88°	—	—	—	—	—
II	—	94°	104·5°	110°	—	142°	160°	161°	164·5°	—
III	107°	127·5°	139·5°	166°	188°	147°	151°	157·5°	192°	193°
IV	—	137·5°	162°	194°	252·5°	167°	187°	211°	233°	261°
V	180°	185°	190°	220°	240°	215°	230°	245°	270°	265°

Die horizontalen Rubriken geben den Ueberblick über das Verhalten bei demselben Individuum. So wie der ganze primäre Nagelgrund schiebt sich natürlich auch die ventrale Einsenkung bei einem und demselben Embryo von der fünften Zehe zur ersten und von dem fünften Finger zum ersten in der Richtung von der ventralen Fläche zur dorsalen. Die verticalen Abtheilungen der Tabelle zeigen, dass mit derselben Regelmässigkeit (nur an dem dritten und vierten Finger tritt bei dem zweiten und dritten Embryo eine Ausnahme ein), wie ich es von dem ganzen primären Nagelgrund zeigen konnte, die ventralen Einsenkungen mit dem zunehmenden Alter des Embryo erst die ventrale Stellung in eine endständige und schliesslich in eine dorsale umändern. Die ventralen Einsenkungen der Zehe liegen stets etwas mehr dorsalwärts als die des kleinen Finger des entprechenden Embryo.

Die Lagebeziehung der dorsalen Einsenkung zur Basis der Endphalanx endlich wird durch folgende Winkel bezeichnet:

Nummer des Embryo.	5. Zehe.	4. Zehe.	3. Zehe.	2. Zehe.	1. Zehe.	5. Finger.	4. Finger.	3. Finger.	2. Finger.	1. Finger.
I	65°	82°	91°	78°	71°	—	—	—	—	—
II	65°	72°	78·5°	66°	65°	65°	74°	65°	58°	55°
III	—	66°	68°	68°	46°	58°	52°	64°	60°	43°
IV	59°	61°	69°	68°	38·5°	48°	52·5°	54°	52°	35°
V	26°	53°	56°	62°	40°	44°	45°	50°	61°	44°

Was besonders in's Auge fällt ist, dass die Werthe dieser Tabelle nicht die strenge Regelmässigkeit zeigen, wie die beiden vorher mitgetheilten. Es findet dies leicht seine Erklärung bei einem Blick auf die beigegebenen

Zeichnungen. Die Basis der Endphalanx ist nämlich von so wechselnder Gestalt, mehr oder weniger convex (bei den jüngeren Embryonen) oder concav (bei den älteren); ferner wird sie an verschiedenen Punkten von der Axe der Endphalanx getroffen, weil diese nicht in jedem Falle durch ihre Mitte gelegt werden konnte, so dass dadurch die Construction dieses Winkels mehr oder weniger Schwierigkeiten darbot. Trotz des Mangels der vollkommenen Gleichmässigkeit lässt sich aber dennoch mit Sicherheit aus den Zahlen das Gesetz ableiten, dass mit zunehmendem Alter des Embryo die dorsale Einsenkung sich mehr und mehr von dem proximalen Ende der Nagelphalanx entfernt, und dass dies in höherem Grade als an den Fingern bei den Zehen zu beobachten ist. Die höchsten Werthe finden sich in diesen neun Fällen sechs Mal für die dritte Zehe, bez. den Mittelfinger notirt; bei dem Embryo II zeigt der vierte Finger eine höhere Zahl als der dritte und bei dem Embryo V ist auf der zweiten Zehe und dem Zeigefinger die proximalste Lagerung der dorsalen Einsenkung angegeben. Dürfte es danach nicht gestattet sein, mit voller Gewissheit anzunehmen, dass bei der dritten Zehe bez. dem Mittelfinger der primäre Nagelgrund am weitesten gegen die Basis der Endphalanx sich hinzieht, so ist doch unzweifelhaft, dass erste und zweite Zehe und erster und fünfter Finger eine weiter distalwärts vorgerückte Lage der Nägel besitzen als die zwischen ihnen liegenden Zehen und Finger.

Wenn mir so der Nachweis gelungen ist, dass bei menschlichen Embryonen der primäre Nagelgrund aus einer endständigen Lagerung in eine rein dorsale übergeht, so erübrigt, nach einer Erklärung hierfür zu suchen.

In einer früheren Entwickelungsperiode, wie sie durch die Embryonen I und II repräsentirt wird, war die Oberflächenbekleidung der Zehen und Finger eine überall gleichartige. In unveränderter Stärke überzog eine einfach gebaute Epidermis diese Theile auf der ventralen und dorsalen Seite sowohl, als an deren Ende, wo sich der primäre Nagelgrund gebildet hatte. Schon bei dem Embryo IV, der nur um einige Wochen älter als diese beiden war, konnten wesentliche Differenzen zwischen den dorsalen und ventralen Partien constatirt werden, die in der Hauptsache darin bestanden, dass in der Gegend der ventralen Grenze des primären Nagelgrundes eine nicht unbeträchtliche Verdickung der Stachelzellen hervorgetreten war, dass die Zellen in diesem Bezirk wie durcheinander geschoben erschienen, dass endlich auf dem sich regelmässig abgrenzenden Stratum corneum merkwürdige Gebilde angehäuft waren, die zu ihm in Beziehung standen. Das Ganze machte, wie ich schon oben bemerkte, den Eindruck, als wenn auf die Zellen dieses Abschnittes ein seitlicher Druck, durch den sie zusammengeschoben, aufgestaut wurden, ausgeübt worden wäre. Bei dem Embryo V waren diese Erscheinungen noch ausgeprägter; hier fand sich aber auch noch eine

weitere Veränderung, die einiges Licht auf die hier sich abspielenden Vorgänge zu werfen mir geeignet scheint. Die Haut hatte auf der volaren Finger- und auf der plantaren Zehenreihe Papillen entwickelt, die auf der dorsalen Seite und auf dem primären Nagelgrund fehlten. Ich möchte annehmen, dass Papillen dann entstehen, wenn das Wachsthum der Oberhaut ein stärkeres ist, als das der unter ihr liegenden Theile. Danach besässe dann die ventrale Finger- und Zehenhaut ein stärkeres Verhalten als die dorsale. In den zwischen beiden liegenden Theilen würden die Uebergänge in der Stärke des Wachsthums sich zeigen. Angenommen, die Nagelphalanx als Axe wachse in der Längsrichtung der Finger weniger schnell als die volare Haut, aber stärker als die dorsale, so wird ein ursprünglich in der Verlängerung der Phalanxaxe gelegener Theil auf die volare Fläche hinüber rücken müssen. Dass diese Annahme thatsächlichen Verhältnissen entspricht, liess sich mit Leichtigkeit nachweisen. Schon ein Blick auf die Abbildungen lehrt, dass die Vergrösserung des primären Nagelgrundes von der ersten Anlage bis zu dem Stadium, das dem definitiven ähnlich wird, relativ geringer ist, als die anderer Theile, z. B. der Endphalangen. Die Längsaxen der letzteren können mit Bestimmtheit gemessen werden. Die Ausdehnung des primären Nagelgrundes ist auf dem Medianschnitt ebenfalls bis zu einem gewissen Grade von Richtigkeit zu bestimmen, entweder durch Berechnung aus der Länge der Sehne, welche ventrale und dorsale Cutisentwickelung verbindet, und aus der Höhe des Bogens, oder durch directe Abmessung mit einem Faden. Die letzte einfachere und wegen der unregelmässigen Gestalt des Bogens nicht ungenauere Methode brachte ich zur Anwendung. Wie sich das Verhältniss von den Längen des primären Nagelgrundes und der Endphalanx während der Entwickelung umgestaltete, stelle ich in der folgenden Tabelle dar. Es ist überall die Länge des primären Nagelgrundes gleich 1 gesetzt und nur die für die Phalanx gerechneten Werthe sind in die Rubriken eingetragen.

	Embryo I.	Embryo II.	Embryo III.	Embryo IV.	Embryo V.
5. Zehe	0·37	—	0·56	—	0·97
4. „	0·32	0·41	0·56	0·73	0·75
3. „	0·40	0·41	0·57	0·66	0·77
2. „	0·41	0.53	0·67	0·78	1.00
1. „	0·43	—	0·86	1·22	1·38
5. Finger	—	0·53	0·65	0·79	0·92
4. „	—	0·56	0·63	0·83	1·00
3. „	0.52	0·62	0·76	0·92	1·06
2. „	0·57	0·62	0·76	1·01	1·12
1. „	0·67	—	0·92	1·27	1·73

Es kommt vielleicht auf Rechnung der ziemlich ungenauen Methode, dass in den verticalen Reihen die Zahlen nicht mit gleicher Regelmässigkeit von oben nach unten hin anwachsen, wie es in den oben mitgetheilten Tabellen der Fall war. Dennoch aber ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass von der kleinen zur grossen Zehe und vom kleinen Finger zum Daumen hin die Verhältnisszahlen sich vergrössern, d. h. die Nagelphalangen relativ länger werden.

Die horizontalen Rubriken ergeben für jede einzelne Zehe und für jeden Finger mit vollkommener Gesetzmässigkeit das relativ stärkere Wachsthum der Endphalanx. In Zahlen ausgedrückt wächst diese in der von mir beobachteten Entwickelungsperiode (9.—18. Woche) zwei bis drei Mal so stark als der primäre Nagelgrund.

Das Längenverhältniss von dem primären Nagelgrund und der Zehenbeere fand ich

bei dem Embryo I = 1 : 0·58
bei dem Embryo II = 1 : 0·81
bei dem Embrxo III = 1 : 1·14
bei dem Embryo IV = 1 : 1·34
bei dem Embryo V = 1 : 1·77

Danach wächst also der ventrale Hautbezirk im Verhältniss zu dem dorsalen noch stärker, als das bei der Endphalanx der Fall war.

Durch diese Beobachtungen ist erwiesen, dass die ventrale Fläche der Finger und Zehen stärker wächst als die Endphalanx und diese wiederum als die dorsalen Partien. Dadurch wird es, wie ich vorhin anführte, nothwendig, dass der anfangs endständig sitzende primäre Nagelgrund auf die Dorsalfläche gelangt. Hier bleibt er nun definitiv und als nächstes Resultat des stärkeren Wachsthums auf der ventralen Seite sehen wir die Bildung der Papillen. Das Anstauen des Stratum corneum in der Gegend der ventralen Epidermiseinsenkung erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, dass gerade an dieser Stelle der Druck von Seiten der auf der dorsalen und ventralen Fläche distalwärts wachsenden Haut sich hauptsächlich äussern muss; der primäre Nagelgrund, meist endständig gelegen, ist der Ort wo der Druck, von der ventralen und dorsalen Fläche ausgeübt, sich ausgleichen muss. Gleichzeitig mit den Herumwandern wird auch ein Zurückbleiben im Wachsthum sich als Folge der ungleichartigen Wachsthumsverhältnisse an dem primären Nagelgrund zeigen. Dass die dorsalen Hautabschnitte stärker als der primäre Nagelgrund wachsen, wird, wenn ich es auch nicht durch Zahlen belegen kann, durch die Lage der dorsalen Einsenkung bewiesen. Diese, anfangs ein flaches Grübchen darstellend, erstreckt sich bei Embryo IV und V als fingerförmiger Fortsatz schräg in proximaler Richtung gegen die

Basis der Nagelphalanx hin. Es müsste diese Bucht ihr Ende schräg distalwärts wenden, wenn die dorsale Haut nicht auch gegen den primären Nagelgrund auswüchse. Während die weichen Zellen der Oberhaut theils durch Vertiefung der dorsalen Einbuchtung, theils durch Vermehrung der Zelllagen in der Gegend der ventralen dem von beiden Seiten einwirkenden Druck antworten, häufen sich die starren Bestandtheile des Stratum corneum hier besonders mächtig an. Man gewinnt durchaus den Eindruck, dass sie mechanisch zusammengeschoben wurden. Unna fasst diese Hornschicht als Eponychium, den Rest eines embryonalen Hornkleides auf, der sonst überall geschwunden ist. Es lässt sich nun aber zeigen, dass diese dicken Horndecken continuirlich in das Stratum corneum der angrenzenden Partien übergehen und dass in früheren Stadien dieser Dickenunterschied zwischen der Hornschicht des primären Nagelgrundes und der übrigen Finger- bez. Zehenhaut nicht existirt.

Durch diese Untersuchung ist der Nachweis geführt, dass die von dem Nervi digitales volares und plantares versorgten Abschnitte auf der dorsalen Finger- und Zehenoberfläche eine Lageveränderung von der volaren bez. plantaren Fläche her durchgemacht haben. Einmal ergaben dies mit Sicherheit die vergleichend anatomischen Beobachtungen, von den Amphibien aufwärts angestellt, zweitens wurde es für den Menschen speciell durch die Entwickelungsgeschichte erwiesen.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und vielfache Unterstützung schulde ich Hrn. Professor Schwalbe grossen Dank.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Medianschnitt durch die Zehe von Proteus anguineus (Zeiss. Syst. a. Ocul. II. Tubuslänge von 260 mm), mit der Camera lucida entworfen.

Fig. 2. Medianschnitt durch die Zehe von Salamandra maculosa (Zeiss. Syst. a. Ocul. II. Tubuslänge von 260 mm), mit der Camera lucida gezeichnet.

Fig. 3. Medianschnitt durch eine Zehe von Rana temporaria (Zeiss. Syst. a. Ocul. II, Tubuslänge von 260 mm), mit der Camera lucida gezeichnet.

Fig. 4. Medianschnitt durch eine Zehe von Alligator lucius in natürlicher Grösse.

Fig. 5. Medianschnitt durch die Zehe von Haliaeus carbo in natürlicher Grösse.

Fig. 6. Medianschnitt durch die Zehe von Echidna hystrix in natürlicher Grösse.

Fig. 7. Medianschnitt durch die Zehe eines jugendlichen Exemplars von Macropus giganteus in natürlicher Grösse.

Fig. 8. Medianschnitt durch die Zehe eines jungen Wildschweins in natürlicher Grösse.

Fig. 9. Medianschnitt durch die Zehe eines Kaninchens in natürlicher Grösse.

Fig. 10. Medianschnitt durch die grosse Zehe eines Macacus cynomolgus in natürlicher Grösse.

Fig. 11. Medianschnitt durch die Mittelzehe desselben Macacus cynomolgus in natürlicher Grösse.

Fig. 12. Medianschnitt durch das letzte Glied des menschlichen Ringfingers in natürlicher Grösse.

Die **Figg. 13—32** sind sämmtlich bei 50facher Vergrösserung (Leitz, Obj. 3. Ocul. 0 bei 160 mm Tubuslänge) mit der Camera lucida gezeichnete Medianschnitte durch:

Fig. 13, die vierte rechte Zehe eines 9—10 wöchentlichen menschlichen Embryo

Fig. 14, die vierte linke Zehe eines 11—12 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 15, die vierte rechte Zehe eines 13—14 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 16, die vierte rechte Zehe eines 15—16 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 17, die vierte rechte Zehe eines 17—18 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 18, den vierten linken Finger eines 3·1 cm langen Rattenembryo.

Fig. 19, den vierten linken Finger eines 11—12 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 20, den vierten rechten Finger eines 13—14 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 21, den vierten rechten Finger eines 15—16 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Fig. 22, den vierten linken Finger eines 17—18 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Figg. 23—27, die rechtsseitigen Zehen eines 13—14 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Figg. 28—32, die rechtsseitigen Finger eines 13—14 wöchentlichen menschlichen Embryo.

Die Originalzeichnungen des Hrn. Verfassers zu den Figg. 1—3, 13—16, 23—32 sind auf 3/5, zu den Figg. 17—22 auf die Hälfte verkleinert.



Ueber das Verhältniss der cerebrospinalen Faserbündel zum sympathischen Grenzstrange.

Von

Dr. A. D. Ónodi,
I. Assistent am anatomischen Institute zu Budapest.

(Aus dem anatomischen Institute des Prof. G. v. Mihálkovics zu Budapest.)

(Hierzu Taf. VII u. VIII.)

Unsere Kenntnisse betreffend das Verhältniss der cerebrospinalen Fasern zum sympathischen Nervensystem sind, wie wir gestehen müssen, sehr lückenhaft, und können wir in Anbetracht der Wichtigkeit dieses Verhältnisses sowohl vom morphologischen als auch vom physiologischen und pathologischen Standpunkte aus nicht umhin, unserer Verwunderung Ausdruck zu verleihen über jene Gleichgültigkeit, welche diesbezüglich so lange unter den Forschern herrschte.

Und in der That es ist auffallend, dass, während die morphologischen Wissenschaften so ausserordentliche und bewundernswerthe Fortschritte machten, zur Aufklärung der feineren Verhältnisse der Rami communicantes des sympathischen Nervensystems seit fünfzehn Jahren nichts geschehen ist. Und ganz unerklärlich ist diese Thatsache, wenn wir uns jener zahlreichen physiologischen Versuche und pathologischen Beobachtungen erinnern, aus denen man hypothetisch auf gewisse Nervenbahnen schloss, ohne dass die Aufmerksamkeit des Physiologen und Morphologen auf deren anatomischen Nachweis hingelenkt worden wäre. Wenn wir die neuesten Lehrbücher angesehener Autoren lesen, finden wir unter Anderen in Schwalbe's[1] Neurologie diesbezüglich folgendes: „Ueber den Faserverlauf

[1] *Lehrbuch der Neurologie.* 1881. S. 996.

im Grenzstrange und deren Ganglien sind unsere Kenntnisse sehr ungenügend“, und die letzten literarischen Daten dieses Capitels bei Henle sowohl als auch bei Schwalbe rühren von Kölliker her. Kölliker[1] selbst aber spricht sich in seinem Handbuche aus dem Jahre 1867 über diesen Gegenstand folgendermaassen aus: „An ein topographisches Verfolgen der verschiedenen Fasern im Grenzstrange mit Bezug auf den Ursprung derselben von bestimmten Rami communicantes und Ganglien und ihren Abgang in bestimmte peripherische Zweige ist, wenn mehr als das schon mitgetheilte gefordert wird, vorläufig noch gar nicht zu denken und bleibt diese Aufgabe der Zukunft vorbehalten.“

Kölliker selbst also findet seine Angaben für unzureichend, er behält die Lösung der durch ihn aufgeworfenen Frage der Zukunft vor und sie blieb bis heute ohne Antwort, ohne Lösung. Es fehlte mit einem Worte die vollständige Kenntniss der zwischen dem Rückenmark und dem sympathischen Nervensystem bestehenden anatomischen Verbindungen; wir wissen nicht genau, wie die cerebrospinalen Fasern im sympathischen Nervensystem mit dessen Ganglien und den mit diesen zusammenhängenden grauen Rami communicantes in Verbindung stehen; wir wissen nicht, in wie langen Bahnen diese cerebrospinalen Fasern im sympathischen Grenzstrang verlaufen, wo sie sich von ihm trennen, welcher ihr Bestimmungsort sei. Wir wissen also nicht, ob ein gewisses Nervenbündel, aus einer gewissen Region des Rückenmarkes hervorgegangen, im Zusammenhange mit den sympathischen Ganglien steht oder nicht, indem es sich an einer bestimmten Stelle des sympathischen Grenzstranges von diesem trennt, zu einem bestimmten Organ, zu einem Muskel oder zu einem bestimmten Hauttheil geht.

In einer meiner Abhandlungen[2] entwickelte ich, welch' untergeordnete Stellung das sympathische Nervensystem sowohl in morphologischer als auch physiologischer Beziehung dem cerebrospinalen Nervensystem gegenüber einnehme. Meine fortgesetzten embryologischen und anatomischen Untersuchungen ergaben das Bestehen systematischer morphologischer Verhältnisse, denen unbedingt ein tieferer Sinn innewohnen muss. Eine ganze Reihe unentschiedener Fragen liegt vor uns, deren Lösung indessen der experimentellen Physiologie und Pathologie, keineswegs aber der Morphologie zusteht. Was die cerebrospinalen Faserbündel der einzelnen Rami communicantes betrifft, treten solche systematische Verhältnisse zu Tage, dass von deren Tragweite nur nach mehrfach in jeder Richtung hin angestellten Versuchen überhaupt gesprochen werden kann. Die Schuld daran trifft

---

[1] *Handbuch der Gewebelehre des Menschen.* 1867. S. 326.

[2] Ónodi, *Az együtérző idegrendszer alaktani megjelenésében.* 1882. Orvosi Hetilap.

sowohl die experimentelle Physiologie als auch die Pathologie, welche diesen so eminent wichtigen Gegenstand bis jetzt so stiefmütterlich behandelt hat.

Auf Grund des Gesagten erlaube ich mir als Ausfluss meiner festen, obwohl theoretischen Ueberzeugung die Frage zu stellen: haben jene aus einzelnen physiologischen Versuchen abgeleiteten Folgerungen, welche sich auf den Verlauf einzelner Nervenbündel beziehen — haben jene pathologischen Versuche, wo man an der Haut aufgetretene Veränderungen mit dem nach oben und unten zerstört gefundenen Rückenmark auf so leichte und gefällige Weise in causalen Zusammenhang brachte — einen absoluten Werth? Im Bewusstsein unserer, wie oben erwähnt, diesbezüglich noch sehr ungenügenden Kenntnisse und jenes Umstandes, dass jenes weite Feld, welches die Verbindungsbahnen der peripheren Organe mit den Centren in sich schliesst, sowohl für physiologische Experimente als auch für die an dem klinisch beobachtet gewesenen Todten angestellte Autopsie ein unberührtes Terrain geblieben ist — sehen wir in einem neu erschienenen Buche mit nicht geringer Verwunderung einen Theil der peripherischen pathologischen Veränderungen in ein kühnes einheitliches System gefügt. Ohne noch mehr Beispiele anzuführen oder mich mit den angeführten hier eingehender zu befassen, sah ich mich dadurch bewogen, das Verhältniss der cerebrospinalen Fasern zum sympathischen Nervensystem und deren Verlauf zum Gegenstande eingehender Studien zu machen. Und wenn ich nun auch nicht in der Lage bin, alle meinerseits gestellten Fragen vollständig zu beantworten, so überzeugten mich doch die bisherigen, mit Hülfe bisher noch nicht angewendeter Methoden erreichten Resultate meiner Untersuchungen, dass uns auf diesem Wege mit Hülfe physiologischer und pathologischer Untersuchungen ermöglicht sein werde, den genauen topographischen Verlauf und die physiologische Bedeutung dieser cerebrospinalen Fasern aufzuklären. Es will die Veröffentlichung meiner bescheidenen Resultate sammt der Untersuchungsmethode das bezwecken, dass die Aufmerksamkeit hierzu Berufener auf die Prüfung dieser Verhältnisse hauptsächlich auf physiologischer und pathologischer Grundlage gelenkt werde, damit diese Frage je eher endgültig gelöst werden könne.

Die Ursprungsbündel der vorderen und hinteren Spinalwurzeln betreffend begegnen wir trotz gründlicher Untersuchungen noch in mehreren Punkten widersprechenden Anschauungen und einigen alleinstehenden noch nicht constatirten Angaben. In Folgendem geben wir eine kurze Uebersicht der auf die Ursprungsbündel der Spinalwurzeln bezüglichen Untersuchungsresultate.

Wenn wir die Angaben zusammenfassen, so sprechen sie im allgemeinen dafür, dass die vorderen Rückenmarkswurzeln in die graue Substanz des vorderen Horns eintreten, dort in drei Richtungen zu verfolgen sind: das

eine Faserbündel geht zur weissen Commissur und von dort in den Vorderstrang der entgegengesetzten Seite, ein anderes Faserbündel strahlt in den Vorderstrang derselben Seite aus, das dritte Faserbündel endlich geht in die graue Substanz des Hinterhorns über. Für einen Theil der vorderen Wurzelfasern ist selbst auf morphologischer Basis der directe Zusammenhang mit Ganglienzellen des Vorderhorns nachgewiesen; aus dem lateralen Faserbündel, welches die laterale Ganglienzellengruppe des Vorderhorns umfasst, biegen der überwiegenden Mehrzahl der Forscher gemäss directe Wurzelfasern in den Seitenstrang über; es ist jedoch bis heute noch nicht mit voller Gewissheit constatirt, ob diese thatsächlich directe vordere Wurzelfasern seien oder aber aus der lateralen Ganglienzellengruppe herstammen. Derjenige Theil des mittleren Faserbündels, welchen man in das Hinterhorn verfolgen kann, verliert sich in dessen Substanz, sein weiteres Schicksal ist unbekannt. Stilling[1] nimmt eine directe Verbindung zwischen diesem Faserzug und den hinteren Wurzelfasern an, ebenso behauptet Schifferdecker[2] auf Grund seiner an Hunden in der Gegend der Ursprungsstelle des ersten Sacralnerven durchgeführten Untersuchungen, dass er aus dem Hinterstrang dicke Faserbündel ohne Vermittelung von Ganglienzellen in die vorderen Wurzeln verfolgen konnte. Und wenn neben diesen Angaben auch jene Beobachtung Gerlach's[3] constatirt würde, dass nämlich die Axencylinderfortsätze der solitären Ganglienzellen des Hinterhorns nach vorne gerichtet zum Vorderhorn ziehen, so könnte man die in das Hinterhorn ziehenden vorderen Wurzelfasern mit diesen in causalen morphologischen Zusammenhang bringen. Ein Theil des medialen Faserbündels steht mit der medialen Zellengruppe im Zusammenhange, das Verhältniss eines vorderen Theiles derselben betreffend stimmt die Mehrzahl der Forscher darin überein, dass sie zu aufsteigenden Fasern des entgegengesetzten Vorderstranges werden. Mit Sicherheit ist jedoch noch nicht entschieden, ob die in der vorderen Commissur gefundenen directen Wurzelfasern nicht in der Zellengruppe der entgegengesetzten Seite ihre Endigung finden.

Ein Theil des lateralen Bündels der hinteren Rückenmarkswurzeln strahlt horizontal in die Substanz des Hinterhorns ein, einzelne Fasern gehen zur hinteren Commissur, ein anderer Theil wendet sich theils nach auf, theils mehr nach abwärts und geht ebenfalls horizontal in die graue Substanz des Hinterhorns über. Das mediale Bündel der hinteren Wurzeln wird erst ein Bestandtheil des Hinterstranges, steigt mit längerem oder kürzeren Verlaufe nach aufwärts und strahlt dann an der Basis des Hinter-

[1] Eckhardt, Physiologie des Rückenmarks. Hermann's *Handbuch der Physiologie*. 1879. S. 7.

[2] Henle, a. a. O. 1879. S. 82.

[3] Schwalbe, a. a. O. S. 558.

horns in dessen Substanz ein. Es ist bis heute noch nicht entschieden, ob nicht ein Theil dieser Fasern bis zum Gehirn aufsteigt. In der grauen Substanz geht ein Theil der Fasern zur vorderen lateralen Zellengruppe, ein anderer tritt in die vordere Commissur; die Clarke'sche Säule fällt ebenfalls in das Gebiet der Einstrahlung.

Die hier in Kürze angegebenen morphologischen Thatsachen geben keinesfalls vollkommen befriedigende Resultate. Als Ursprungsstätten der Rückenmarkswurzeln sind, jeden Zweifel ausschliessend, die grossen Ganglienzellen des Vorderhorns nachgewiesen, die Axencylinder der Clarke'schen Säule konnte man bis in den Seitenstrang, die der solitären Zellen nach vorn zu verfolgen; der directe Zusammenhang ist jedoch nicht nachgewiesen, endlich kann man auch die laterale Zellengruppe des Vorderhorns nicht in directen Zusammenhang mit den Wurzelfasern bringen. Die in Folge Durchschneidung einzelner Nerven gemischter Natur eingetretene Degeneration dieser Zellengruppe lässt auf dessen Charakter keinesfalls einen Schluss ziehen. Wie die Vergleichung der in einzelnen Rückenmarksquerschnitten aus verschiedenen Gegenden und in den vorderen und hinteren Wurzeln gefundene Anzahl von Nerven einerseits dafür spricht, dass einzelne Stränge im Gehirn ihre Endigung finden, so ist es andererseits auch klar, dass die in der grauen Substanz befindlichen Ganglienzellengruppen Ursprungscentren bilden, mit denen der Zusammenhang theils direct theils indirect durch das Gerlach'sche Netz geschieht. Aus dem Gesagten, wie auch aus anderen vergleichend-anatomischen und experimentellen Thatsachen ist ersichtlich, dass unsere Kenntnisse über die Ursprungsstätten und den topographischen Verlauf der die einzelnen Wurzeln zusammensetzenden Fasern in den weiten Grenzen der Allgemeinheit sich bewegen; um deren exacte Erweiterung zu erreichen genügt nicht die anatomische Untersuchung allein, die experimentell-physiologischen und pathologischen Untersuchungen müssen mit ihr Hand in Hand gehen. Nach diesem kurzen Ueberblick über die intramedullären Verhältnisse der Rückenmarkswurzeln will ich nunmehr das Verhältniss der Rückenmarkswurzeln untereinander und zum sympathischen Grenzstrange besprechen.

Unter meinen Untersuchungsmethoden ergab die meisten Resultate die Verdauungsmethode mittels salzsauren Pepsins. Dieses gewann ich auf die bekannte Weise durch Extrahiren von ganz frischen Hunde- oder Pferdemagen mit 2 procentiger Salzsäure. Die an eben getödteten oder eine Stunde zuvor gefallenen Thieren auspraeparirten Nerventheile setzte ich nun in einen Brütkasten bei 38° Wärme während $2^1/_2$ bis 3 Stunden der Verdauung aus. Das Bindegewebe der verdauten Nerventheile lockerte sich hierdurch zu einer leimartigen braunen Substanz auf, die ich mit Nadeln und Pincetten auf die leichteste Weise von den vollkommen unversehrt gebliebenen

Nervensträngen entfernen konnte. Auch ohne Praeparation konnte ich die auf dem gelblichgrauen Grunde besonders auffallenden, weissen Nervenstränge sehr bequem studiren.

Mein zweites Verfahren war folgendes: Das frische Material färbte ich in verdünnter ($^1/_5$ procentiger) Ueberosmiumsäure, dann legte ich dasselbe auf kurze Zeit einmal in concentrirtes unterchlorigsaures Natron, ein anderesmal wieder in die Verdauungsflüssigkeit.

Bei allen diesen Verfahrungsweisen musste ich mich zu meinem Bedauern davon überzeugen, dass das aus Menschenleichen gewonnene Material unbrauchbar sei, wohl deshalb, weil die mir zur Verfügung gestandenen Leichen schon zwei bis drei Tage alt waren. Die besten Dienste leistete mir der Sympathicus des Pferdes, den ich schon eine Stunde nach dem Sterben des Thieres erhalten konnte, und dessen stärkere Nervenstränge zur Absonderung und Verfolgung auf längerer Bahn geeigneter sind.

Es ist bekannt, dass die vorderen und hinteren Spinalwurzeln etwas über dem distalen Ende des mit letzterem zusammenhängenden Intervertebralganglions ihre Fasern austauschen und die gemischten Charakter besitzenden vorderen oder ventralen und hinteren oder dorsalen Nervenäste bilden. In den Lehrbüchern wird dieser Ort des Austausches als Stamm des Spinalnerven bezeichnet und die Vermischung der Fasern wird als vollständig beschrieben. Nach meinen einschlägigen, theilweise schon in einer früheren vorläufigen Mittheilung [1] veröffentlichten Untersuchungen geschieht die Vereinigung der vorderen und hinteren Wurzelfasern auf zweierlei Art: entweder oberflächlich, indem manchmal drei bis vier Bündel von den vorderen Wurzeln, die aus dem Ganglion intervertebrale austretenden Aeste überbrückend, sich dem hinteren Aste des Spinalnerven anschliessen, oder aber es treten vordere Wurzelfasern tief im Nervenstamme mit den sowohl zum vorderen als auch zum hinteren Aste ziehenden hinteren Wurzelfasern in Verbindung. Manchmal fungirt ein aus dem Ganglion austretender Nervenzweig als gemeinsamer Stamm, von dessen Zweigen der eine dem vorderen Aste zueilt, wo er alsbald mit vorderen Wurzelfasern sich verbindet, der zweite hingegen zur Bildung des hinteren Astes beiträgt. Auf dem kleinen Flächenraume unter dem distalen Theile des Ganglion intervertebrale sowohl, als an der Vereinigungsstelle der vorderen und hinteren Wurzelfasern habe ich Faserbündel gesehen, welche unter dem distalen Theile des Ganglion auf einer ungefähr 1 Ccm grossen Fläche, sowohl von Seiten der vorderen als der hinteren Wurzeln, ohne Verbindung in den entsprechen-

[1] Ónodi, *A gerinczagyi rostkötegek viszonya az együttérző határköteghez Orvosi Hetilap.* 1883. — Ueber das Verhältniss der spinalen Faserbündel zu dem Grenzstrange des Sympathicus. *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften.* 1883. Nr. 7 und 35.

den vorderen oder hinteren Ast des Spinalnerven übergehen. Die Existenz dieser morphologischen Verhältnisse wird nirgends erwähnt, obwohl wir dies Verhältniss schon bei einem früheren Beobachter notirt finden. Wutzer[1] behauptet nämlich auf Grund seiner makroskopischen Untersuchungen, dass an der äusseren Seite beider Wurzeln eine bestimmte Anzahl selbständiger Faserbündel hinzieht, ohne sich mit anderen zu vereinigen. An Querschnittserien von Embryonen überzeugte ich mich auch von dieser Thatsache; an den Querschnitten eines 52 mm langen menschlichen Foetus konnte ich dies gut beobachten (Fig. 1). Der Faseraustausch erfolgte hier an der Berührungsstelle der beiden Wurzeln, während an deren Seite eine bestimmte Anzahl von Fasern als selbständiges Bündel bis zu einem bestimmten Punkte zu verfolgen war. Ebenfalls gut konnte man dies an den mit den Wurzeln und der Oberfläche des Intervertebralganglion parallel geführten Schnittserien eines drei Wochen alten Neugeborenen sehen. In Bezug auf das weitere Schicksal dieser Fasern stehen wir zwei Möglichkeiten gegenüber; entweder sie gelangen ohne Faseraustausch an ihren Bestimmungsort, oder sie vermischen sich an einem entfernter liegenden Orte. Wenn wir jene vergleichend-anatomischen Daten in Betracht ziehen, welche Freud[2] über den Petromyzon geliefert hat, nach denen im Schwanztheile des Petromyzon sowohl die vorderen als die hinteren Aeste gänzlich abgesondert zu ihren entsprechenden Theilen gelangen, so verleiht dies jenem obenerwähnten morphologischen Verhältnisse eine gewisse Wahrscheinlichkeit in dem Sinne, dass wir in ihm die Reste des bei den niedereren Wirbelthierarten vorkommenden morphologischen Verhältnisses erkennen können. Die Frage der zwischen den Spinalwurzeln und dem sympathischen Nervensystem bestehenden Verbindungen bildete in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts in grossem Maasse den Gegenstand der Discussion. Als Scarpa[3] im Jahre 1831 seine alte Ansicht, dass der Ramus communicans aus beiden Wurzeln entstamme, dahin modificirte dass er den Ramus communicans ausschliesslich aus den hinteren Wurzeln ableitete, wurde eine ganze Reihe von Gegenmeinungen laut, unter welche einzelne in ziemlich schonungsloser Weise den sonst verdientesten Anatomen angriffen. Retzius[4] behauptet

---

[1] Ueber den Zusammenhang der sympathischen Nerven mit den Spinalnerven. *Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w.* von J. Müller. 1834. S. 305.

[2] Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. Akademie.* Wien 1879. Bd. LXXVIII. III. Abth. S. 153.

[3] J. Müller, *Handbuch der Physiologie des Menschen.* 1834. Bd. I. Abth. 2. S. 650.

[4] Ueber den Zusammenhang der Pars thoracica nervi sympathici mit den Wurzeln der Spinalnerven. *Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w.* von J. F. Meckel. 1832. S. 260.

auf Grund seiner an Pferden angestellten Untersuchungen, dass sowohl die vorderen als auch die hinteren Wurzeln mit dem sympathischen Nervensystem in Zusammenhang stehen. Mayer[1] wies beim Menschen und beim Kalbe nicht nur den Zusammenhang des Sympathicus mit beiden Wurzeln nach, er verfolgte auch einzelne Fäden bis in das Rückenmark. Wutzer[2] sagt, dass sich die Faserbündel an der Ursprungsstätte des Ramus communicans derart vermischen, dass es unmöglich ist für den grössten Theil der denselben bildenden Fasern zu bestimmen, ob sie den vorderen oder besser den hinteren Wurzeln angehören. Jene früher erwähnten Fasern, welche an der lateralen Seite der Wurzeln verlaufen, nehmen, seiner Meinung nach, ebenfalls an der Bildung der Rami communicantes Theil. Nach Volkmann[3] geschieht die Verbindung mit den vorderen Aesten der Spinalnerven unmittelbar unter dem Ganglion. Nach ihm und Bidder[4] gehen beim Frosche die Fasern der Rami communicantes grösstentheils zum peripherischen Ende des Spinalnerven. Kölliker[5] hingegen hält seinerseits seine Meinung aufrecht, dass der grössere Theil der Fasern der Rami communicantes centripetal verlaufe. Wir erwähnen noch kurz, dass die Autoren zwischen sympathischem Nervensystem und vorderen und hinteren Spinalwurzeln einen directen Zusammenhang annehmen.

Meine Untersuchungen, die ich mittelst meiner oben beschriebenen Methode an Pferden durchführte, überzeugten mich davon, dass die Rami communicantes nur mit den vorderen Wurzeln in Zusammenhang zu bringen seien. Wenn wir die weissen und grauen Rami communicantes gegen das Rückenmark zu verfolgen, gelangen wir vor dem vorderen Aste des Spinalnerven zu deren Vereinigungsstelle, vor der Vereinigung giebt der graue Ramus communicans ein bis zwei Aeste ab, während nach der Vereinigung ein Zweig sich mit dem peripheren Theile des vorderen Astes verbindet; der grössere Theil hängt mittels drei bis vier Aesten mit den vor dem distalen Theile des Intervertebralganglions gelegenen vorderen Wurzelbündeln zusammen. Während es also gelingt einen Theil dieser Aeste in die vorderen Wurzeln zu verfolgen, so ist andererseits der Verbindungsort des anderen Theiles zugleich die Verbindungsstelle der vorderen und hinteren Wurzelfasern (Fig. 2), so dass die Verlaufsrichtung der Fasern äusserst verschieden sein kann, auf anatomischem Wege jedoch nicht nachzuweisen ist. Oft ist

[1] *Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w.* von J. Müller. 1834. S. 306.

[2] Ueber den Zusammenhang des sympathischen Nerven mit den Spinalnerven. *Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w.* von J. Müller. 1834. S. 305.

[3] Ueber die Faserung des Rückenmarkes und des sympathischen Nerven in Rana esculenta. *Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w.* von J. Müller. 1834. S. 275.

[4] Kölliker, *Gewebelehre*. 1867. S. 326.

[5] *Ebenda.*

es unmöglich, die centripetal verlaufenden Faserbündel der Rami communicantes ausschliesslich in vordere Wurzeln zu verfolgen (Fig. 3).

Auf diese Beobachtungen gestützt, muss ich obenerwähnte auf das Pferd sich beziehende Angabe von **Retzius** umsomehr in Zweifel ziehen, als die beigegebene Abbildnng, welche die Verhältnisse der nicht isolirten Faserbündel auch nicht klar wiedergiebt, nicht überzeugend genug ist. Ich bin überhaupt zu der Ueberzeugung gelangt, dass beim Pferde auf makroskopischem Wege der directe Zusammenhang der Rami communicantes nur mit den vorderen Wurzeln und dem peripheren Theile des vorderen Spinalastes nachzuweisen ist. Dies schliesst jedoch keineswegs die Existenz anderweitiger Verbindungen aus. Untersuchungen, die ich an Vogelembryonen machte, überzeugten mich, dass das durch die erwähnte makroskopische Untersuchung gewonnene Resultat eigentlich nur ein modificirtes Bild liefert, unter welchem schon in einem früheren Stadium der Entwickelung prononcirte morphologische Verhältnisse verborgen sind. Am besten lassen sich diese Faserverbindungen in Gestalt feiner Fädchen an von acht bis neun bis zehn Tage bebrüteten Vogelembryonen gewonnenen Querschnittserien studiren. Der Ueberblick wird besonders durch jenes enge und nahe Verhältniss erleichtert, welches zwischen Spinal- und Sympathicusganglion besteht, und welches nur durch die Entwickelung des letzteren erklärt wird; bis ich jedoch nach Beendigung meiner diesbezüglichen Untersuchungen auf diese Verhältnisse ausführlicher zurückkommen werde, will ich hier nur soviel bemerken, dass nach meinen bisherigen Beobachtungen **das sympathische Nervensystem resp. die sympathischen Ganglien als Abkömmlinge der Intervertebralganglien, also als ein vorgeschobenes Gebilde des Nervensystems zu betrachten sind.** Der aufmerksame Beobachter solcher Querschnittserien kann sich davon überzeugen, dass das Sympathicusganglion einerseits mit den vorderen Wurzeln und dem ventralen spinalen Aste, andererseits mit dem Spinalganglion und dem dorsalen Spinalaste in Verbindung steht. Fig. 4 ist dem Querschnitte des Brusttheils eines neun Tage alten Huhnes entnommen und zeigt jenes nahe Verhältniss, welches zwischen Intervertebral- und Sympathicusganglion besteht und welches die leichte Uebersicht des Faserverlaufes ermöglicht. Die die beiden Ganglien bildenden zelligen Elemente unterscheiden sich nur bezüglich ihrer Grösse von einander. Besonders klar zeigt die Abbildung den directen Zusammenhang der vorderen Wurzelfasern mit dem Sympathicusganglion, ebenso dessen zum dorsalen Aste ziehende Faserbündel. Ein Theil dieser Fasern verliert sich zwischen Zellen, ein anderer ansehnlicherer Theil setzt sich in einen vom Sympathicusganglion abgehenden peripherischen Ast fort. Nur ein kleiner Theil des die beiden Ganglien verbindenden am distalen Ende des Intervertebral-

ganglions gelegenen Faserzuges fiel in die Schnittebene; am deutlichsten ist jedoch dieser Zusammenhang an dem folgenden in Fig. 5 abgebildeten Schnitte dieser Serie zu sehen. His[1] erwähnt nur diese, sowie auch die viel schwächere Verbindung zwischen vorderen Wurzeln und dem Sympathicusganglion. Die Verbindung zwischen dorsalem Ast und Sympathicusganglion ist an Querschnittserien in verschiedener Stärke zu beobachten. Am ausdruckvollsten zeigt dies Fig. 4, wo die beiden Ganglien sozusagen von den vorderen Wurzeln getrennt werden. Dort, wo das Sympathicusganglion schon mehr auf dem ventralen Nervenstamm gelegen ist, ist die Verbindung in Gestalt einiger quer verlaufender Bündel zu sehen, wie dies Fig. 6 zeigt. Dieselbe wie auch Fig. 4 u. 7 zeigen jenes Faserbündel, welches den ventralen mit dem dorsalen Aste verbindet, und welche Fasern weder in die vorderen noch in die hinteren Wurzeln verfolgt werden können.

Auf diese Beobachtungen gestützt, versuche ich die Deutung eines eigenthümlich gelegenen Faserbündels zu geben. Volkmann giebt in seinem bereits erwähnten Werke[2] folgendes an: „Bei dem Maulwurfe treten die Nn. thoracici als einfache Stämme aus den Spinalganglien, zerfallen aber unmittelbar nach dem Austritt in den vorderen und hinteren Ast. In dem offenen Winkel der Theilungsstelle fand ich schleifenförmige Fasern in der Art angebracht, dass die Beugung in den Winkel zu liegen kam, während die fortlaufenden Enden einerseits im vorderen Aste, andererseits im hinteren Aste nach der Peripherie gerichtet waren.“ Volkmann leitet diese Fasern aus dem Sympathicus ab, die dann auf diesem Wege aus dem vorderen spinalen Aste in das Intervertebralganglion und den dorsalen Nervenast gelangen. Er fügt jedoch hinzu: „Die hier gegebene Deutung würde gar keinen Zweifel übrig lassen, wenn nicht die Anfertigung eines Praeparates, wie das abgebildete, Irrthum möglich machte.“ Die Untersuchungsmethode lässt nämlich auch Zweifel aufkommen, insofern er das in zwei Hälften getheilte Nervenpraeparat zwischen zwei Glasplatten presste. Diese Zweifel wurden jedoch durch die von mehreren Seiten gemachte Beobachtung behoben, dass solche schleifenförmige Nervenbündel thatsächlich bestehen. Nach Arnold[3] kommt auch beim Menschen zwischen vorderem und hinterem Aste des Spinalnerven, dort wo der spinale Stamm sich gabelförmig theilt ein nach aussen offenes Schleifenbündel vor. Luschka[4] erwähnt ein Schleifenbündel, welches vom Stamme des Nervus phrenicus bogenförmig in den dorsalen Hautast des vierten Cervicalnerven sich hinüberbiegt.

[1] *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei.* 1868. S. 170.

[2] S. 291.

[3] Henle, a. a. O. S. 331.

[4] *Ebenda.*

Freud[1] beobachtete auch beim Petromyzon dieses eigenthümliche Fasersystem, welches vom dorsalen Aste in den vorderen oder von ihm Sympathicus genannten Ast übergeht, ohne mit den Wurzeln dieser Bündel in Zusammenhang zu treten. Dessenungeachtet schliesst er sich nur zurückhaltend der Meinung Volkmann's an.

Meine obenerwähnten auf das Huhn bezüglichen embryologischen Beobachtungen ergeben mit Sicherheit den Zusammenhang zwischen Sympathicus- und Intervertebralganglion und dem dorsalem Spinalaste. Wie wir gesehen erleidet dieses morphologische Verhältniss bei anderen entwickelten Vertebraten eine Modification, indem die vorhin erwähnten Verbindungen direct nicht mehr nachzuweisen sind. Dass diese jedoch thatsächlich existiren, wird durch jene schon in einem frühen Stadium der Entwickelung des Huhnes ausdrucksvoll zu Tage tretenden Thatsachen und durch jenes schleifenförmige Bündel erwiesen.

Bei der Entscheidung der Bedeutung dieses Schleifenbündels würden unsererseits jene an Hühnerembryonen gemachten Beobachtungen entscheidend sein, welche einerseits die Verbindung des sympathischen Ganglions mit dem Spinalganglion und hinteren Spinalaste, andererseits die Existenz einer kleineren Anzahl von Fasern bestätigen, welche an der Berührungsstelle der Rückenmarksäste bogenförmig hinüberziehen. Demnach wäre dies Schleifenbündel der Ausdruck einer Verbindung des sympathischen Nervensystems mit dem hinteren Spinalaste, und dass dieses Bündel in seiner bekannten Gestalt in solchem Sinne zu deuten sei, ist aus dem Umstande zu ersehen, dass das Sympathicusganglion an anderen entwickelten Thieren entfernt vom Intervertebralganglion liegt, und dass die Rami communicantes mit dem vorderen Spinalaste in Zusammenhang treten. Oben beschrieben wir eine auf das Pferd bezügliche Beobachtung, demgemäss nur ein Theil der Rami communicantes sich mit den vorderen Wurzeln verband, ein anderer Theil mit einem Punkt (Vereinigungsstelle der vorderen und hinteren Wurzelfasern) in Zusammenhang stand, von welchem sie sicher zum Intervertebralganglion und hinteren spinalen Aste sich wandten.

Wenn wir demnach auf Grund des Vorerwähnten die Abstammung des grösseren Theiles dieses Schleifenbündels aus dem Ramus communicans annehmen, sind wir bezüglich eines kleineren Theiles desselben der Meinung, dass einzelne Faserbündel, grösstentheils motorischen Charakters, vom vorderen Spinalast in den hinteren hinüberbiegen. Diese Ansicht wird wieder durch die Beobachtung am Huhne gestützt, nach welcher ausser der regelmässig bestehenden Verbindung zwischen hinteren Spinalast und Sympathicusganglion, noch ein aus wenig Fasern zusammengesetztes an

[1] A. a. O. S. 117.



der Berührungsstelle beider spinaler Aeste bogenförmig verlaufendes Bündel besteht. Hierher gehört auch jene Beobachtung, dass beim Pferde die vorderen Wurzeln als motorische Elemente am Aufbau des hinteren Spinalastes unter dem distalen Ende des Intervertebralganglions in grossem Maasse schwankend, bald mit mehr, bald mit wenigen Faserbündeln, oft mit oberflächlichem Verlauf, Theil nehmen.

Magendie[1] war der erste, der nach Reizung des peripherischen Stumpfes der durchschnittenen vorderen Wurzel schmerzhafte Reaction beobachtete. Die Existenz dieser sog. sensibilité récurrente wurde durch Schiff's und Bernard's Untersuchungen bestätigt. Ihre Untersuchungen ergaben nämlich, dass die erwähnte Empfindlichkeit aufhört, wenn die hintere Wurzel oder der distale Theil des spinalen Stammes dort, wo der Faseraustausch bereits vor sich gegangen, durchschnitten wird. Die Erklärung dieses Phänomens suchte man in den aus den hinteren Wurzeln hinüberbiegenden sensiblen Fasern; in dem Falle dagegen, wo nach Durchschneidung der hinteren Wurzel Reizung des peripherischen Stumpfes der vorderen Wurzel wieder diese Erscheinung ergab, nahm man den Ursprung der die Grundlage dieser Erscheinung bildenden sensiblen Fasern an einer entfernteren Stelle an.

Wenn wir diese Versuche und die bisher entwickelten anatomischen Verhältnisse in Betracht ziehen, können wir die Behauptung aufstellen, dass die die Grundlage der sensibilité récurrente bildenden sensiblen Fasern durch den spinalen Stamm in die vorderen Wurzeln gelangen. Wenn wir jedoch nach dem Ursprunge dieser Fasern fragen, so können wir hierauf nicht mehr mit solcher Bestimmtheit antworten. Es ist dies deshalb nicht möglich, weil, wie ich weiter unten ausführlicher darauf zurückzukommen Gelegenheit haben werde, die Rami communicantes in den Grenzstrang des sympathischen Nervensystems eintretend, mit dessen Elementen sowie auch mit den benachbarten Rami communicantes in Zusammenhang treten. Die Fasern der Rami communicantes gelangen im Grenzstrange in einem bestimmten System, mit jedoch grösstentheils unbekanntem Verlauf an ihren Bestimmungsort, als peripherische Aeste enthalten sie Fasern des sympathischen Nervensystems und aus verschiedenen Gegenden des Rückenmarkes entspringende cerebrospinale Elemente. Auf jenem kleinen Terrain, wo ein Theil der Rami communicantes mit den vorderen Wurzeln, ein anderer Theil mit dem Intervertebralganglion und dem hinteren Spinalaste zusammenhängt, wo die Fasern der vorderen und hinteren Wurzeln sich kreuzen, kann der Faserverlauf ausserordentlich verschieden sein, und können

[1] Sigmund Mayer, Specielle Nervenphysiologie. Hermann's *Handbuch der Physiologie.* 1879. Bd. II. Th. I. S. 293. — Henle, a. a. O. S. 457—458.

in der Frage der Abstammung derjenigen Fasern, auf welchen die vorerwähnte Erscheinung beruht, nur ganze Reihen diesbezüglich angestellter physiologischer Controlversuche von entscheidendem Einflusse sein.

Wie ich schon in der Einleitung betont habe, sind unsere Kenntnisse betreffs des Verhältnisses zwischen den cerebrospinalen Faserbündeln und dem Grenzstrange des sympathischen Nervensystems sehr lückenhaft. Valentin[1] stellte auf physiologische Experimente gestützt seine von ihm „lex progressus" genannte Regel auf, gemäss welcher von höher gelegenen Nerven entspringende Fasern im sympathischen Grenzstrang durch zwei bis drei oder mehrere Ganglien ziehend, in tiefer entspringende peripherische Aeste sich fortsetzen. Seiner Anschauung gemäss ziehen also die Fasern der Rami communicantes im Grenzstrange abwärts oder in distaler Richtung. Diese Regel wurde jedoch durch die Resultate physiologischer Experimente und anatomischer Untersuchungen als haltlos dargestellt. Volkmann stellte in seiner oben citirten Arbeit in Bezug auf den Frosch fest, dass die Fasern der Rami communicantes im Grenzstrange sowohl in proximaler als auch in distaler Richtung verlaufen. Das Bestehen dieses morphologischen Verhältnisses bestätigte später Kölliker bei den Mammalien.

Unsere diesbezüglichen Kenntnisse zusammengefasst, können wir folgendes sagen: die Fasern der Rami communicantes gehen im sympathischen Grenzstrang nach aufwärts und nach abwärts. Es stehe hier eine dem neuesten Lehrbuche Schwalbe's[2] entnommene diesbezügliche Bemerkung: „Eine Gesetzmässigkeit in der Anordnung dieser auf und absteigenden Faserzüge ist noch nicht erkannt."

Meine auf das Pferd bezüglichen, mit meiner obenerwähnten Methode durchgeführten Untersuchungen führten zur Aufklärung des Bestehens eines bestimmten Systems. Im Ganzen und in den Details der untersuchten Rami communicantes erkennen wir solche systematische morphologische Thatsachen, denen, unserer festen Ueberzeugung nach, ein tieferer Grund innewohnen muss.

Die aus dem Rückenmarke kommenden und durch Vermittelung der weissen Rami communicantes in den sympathischen Grenzstrang gelangenden cerebrospinalen Fasern theilen sich in zwei, an Grösse sehr verschiedene Theile, deren Verlaufsrichtung an diversen Theilen des Grenzstranges verschieden ist. Vom sechsten bis siebenten sympathischen Brustganglion angefangen steigt der grösste Theil der Fasern der weissen Rami communicantes im Grenzstrange aufwärts und nur ein kleiner Theil abwärts. Dieses Verhältniss besteht für die sechs bis sieben weissen Rami communicantes.

---

[1] Henle, a. a. O. S. 549.

[2] *Nervenlehre.* 1881. S. 996.

Der grösste Theil der Fasern der übrigen Brust-Rami-communicantes steigt im Grenzstrange abwärts, ein kleiner Theil nach aufwärts. Entsprechend der Verlaufsrichtung der zahlreicheren Faserbündel verändert sich auch das Lagenverhältniss der grauen und weissen Rami communicantes; so liegen vom siebenten, manchmal schon vom achten sympathischen Brustganglion aufwärts die weissen Rami communicantes oberhalb, vom siebenten bis achten Brustganglion abwärts unterhalb der grauen Rami communicantes.

Diejenigen cerebrospinalen Faserbündel, welche vom siebenten Brustganglion an im Grenzstrange abwärts steigen, gehen, was den Brusttheil anbelangt, in Form des N. splanchnicus maj. et minor zu den Eingeweidegefässen. Der N. splanchnicus maj. sondert sich bei makroskopischer Betrachtung von der Pars thoracica des sympathischen Grenzstranges in der Höhe des 15. Brustganglions ab. Bei Anwendung meines eingangs erwähnten Verfahrens ist es mir gelungen, seine Ursprungsbündel darzustellen. Die obersten Ursprungsbündel verfolgte ich vom achten weissen Ramus communicans thorac. ganz bis zur Bauchhöhle. Diesem Bündel schliessen sich drei feinere Bündel von dem das achte und neunte Brustganglion verbindenden sympathischen Strangabschnitte an, wie auch ein absteigendes Bündel des neunten weissen Ramus communicans. Der grössere Theil der Fasern des 11., 12., 13. und 14. weissen Communicans, hie und da mit einander Anastomosen eingehend, sind ganz bis zum Diaphragma verfolgbar. Die das 10.—11., 13.—14., 14. und 15. Brustganglion verbindenden Strangabschnitte, besonders die letzteren, senden zahlreiche Fasern zum Nervus splanchnicus major. Die unteren weissen Rami communicantes thoracici gesellen sich häufig mit ihrer ganzen Masse dem N. splanchnicus major bei. Die grauen Rami communicantes hängen mit dem entsprechenden sympathischen Ganglion zusammen; stellenweisse erhalten sie einen Verstärkungsast und zwar immer von dem oberhalb desselben gelegenen Verbindungsstrange. Manchmal lässt sich der Zusammenhang zwischen einem oberen weissen und einem unteren grauen Ramus communicans, wie auch zwischen zwei benachbarten weissen Rami communicantes darstellen. In die Bahn der grauen Rami communicantes sind häufig Ganglien eingestreut. Betreffs der weissen Rami communicantes muss ich noch bemerken, dass sie durch ein bis zwei Aeste auch mit den sympathischen Ganglien zusammenhängen. Fig. 8 bezieht sich auf jenen Theil des Brust-Grenzstranges, welcher die Ursprungsbündel des N. splanchnicus enthält. Die betreffende Nervenparthie wurde der Verdauungsmethode unterworfen, nach welcher die aus den Rami communicantes und dem Grenzstrang hervortretenden Bündel des N. splanchnicus isolirbar waren. Fig. 9 zeigt den ganzen Brustgrenzstrang, so wie er sich nach der Verdauungsmethode

zeigte. Der ganze Grenzstrang zeigt vollkommen das Bild eines cerebrospinalen Nerven, nur hie und da treten die sympathischen Ganglien durch ihre stärkere graue Färbung besser hervor. Die in vorhergehender Figur dargestellten Splanchnicusbündel scheinen hier dem Grenzstrange sich anschmiegend, gleichsam dessen zusammensetzende Elemente zu bilden. Die Abbildung zeigt auch gut den im oberen und unteren Theil des Grenzstranges herrschenden Unterschied im Verlaufe der cerebrospinalen Bündel der Rami communicantes. Der Richtungsunterschied im Verlaufe des grösseren Theiles der Faserbündel tritt in diesem Falle beim sechsten sympathischen Brustganglion auf, vom siebenten Ganglion angefangen steigt der grössere Theil der spinalen Fasern nach abwärts. Sowohl in der oberen als auch in der unteren Partie sind einzelne Faserbündel zu sehen, welche in einer dem bestehenden System entsprechender Richtung ohne Berührung der Ganglien sich dem Grenzstrange anschliessen oder denselben überbrücken, Figg. 10, 11 beziehen sich auf die obere Partie des Brustgrenzstranges, so wie er sich ohne chemische Behandlung bei makroskopischer Betrachtung zeigt. In vorliegendem Falle zeigte sich eclatant der im Verlaufe der Fasern auftretende Richtungsunterschied in der Höhe des fünften Brustganglions, während wir in der Gegend des sechsten Brustganglions ein vollkommen indifferentes Terrain finden, wo sich die auf- und absteigenden Bündel gleichmässig vertheilen.

Der grössere Theil der Fasern der Rami communicantes des Bauchtheiles begiebt sich im Grenzstrange nach abwärts, nur ein kleiner Theil steigt auf. Hier bestehen jedoch im Vergleiche mit den Rami communicantes des Brusttheils viel complicirtere Verhältnisse, welche aufzuklären mir mit meiner erwähnten Methode gelang. Der grössere Theil der Fasern des ersten Lumbalis communicans begiebt sich im Grenzstrange nach abwärts, ein kleiner Theil nach aufwärts, manchmal vereinigen sich eins bis zwei Bündel mit dem in der Höhe des zweiten Bauchganglions entspringenden peripherischen Nerven. Die überwiegende Zahl der Fasern des zweiten Lumbalis communicans geht im Grenzstrange abwärts, der kleinere Theil aufwärts; einige der absteigenden Bündel trennen sich jedoch bald von den übrigen und setzen sich direct in einen näher und in einen tiefer liegenden peripherischen Sympathicuszweig fort. Beim dritten lumbalen Ramus communicans geht der grössere Theil der Fasern im Grenzstrange ebenfalls abwärts, der kleinere aufwärts; ein beträchtlicher Theil der absteigenden Bündel geht in den nächstliegenden peripherischen Sympathicuszweig über. Die Fasern des vierten lumbalen Ramus communicans steigen grösstentheils abwärts, ein kleiner Theil aufwärts. Aus den bisher Angeführten können wir folgern, dass jener Theil der weissen Rami communicantes lumbalis welcher im Grenzstrange absteigt, sich in tiefer gelegene periphere Aeste

fortsetzen wird. Direct nachweisbar ist der Uebergang eines Theiles der absteigenden Bündel in die nächstgelegenen peripheren lumbalen Aeste; jenes kleine Bündel betreffend, welches im Grenzstrange aufsteigt, haben meine Untersuchungen für dies aufsteigende Bündel des dritten und vierten lumbalen Ramus communicans zu dem Ergebniss geführt, dass es sich höher gelegener peripheren lumbalen Aesten anschliesst.

Wenn wir die peripheren Aeste untersuchen, sehen wir, dass sie aus von oben und unten zu ihnen gelangenden Fasern gebildet werden. Die oberen Fasern entspringen theilweise an höher gelegenen bis jetzt nicht näher bestimmten Orten, theilweise aus dem unmittelbar über ihnen gelegenen weissen lumbalen Ramus communicans; die unteren Fasern entstammen ebenfalls von einem tieferen bisher unbestimmten Orte, und aus dem unmittelbar unter ihm liegenden weissen Ramus communicans lumb. Ein weisser Ramus communicans lumbalis kann zu zwei peripheren sympathischen Aesten Fasern senden, die wieder untereinander verbunden sein können.

Wenn wir nun diese peripherischen lumbalen Aeste weiter verfolgen, so sehen wir, dass sie alle ein um die Art. mesenterica inferior gelegenes Geflecht bilden helfen, zu welchem mit zahlreichen starken Aesten auch das grosse Eingeweidegeflecht beiträgt. Die in das Geflecht eingestreuten Ganglien sind nicht darnach, dass die Richtung der Fasern exact zu verfolgen wäre. Aus der Mitte des Geflechtes gehen zahlreiche Aeste zur Art. mesenterica inf., während aus dessen lateralem Theil, welcher grösstentheils nur durch Faserbündel gebildet wird, jene Aeste hervorgehen, welche die hintere Wand und die Spitze der Harnblase, sowie auch den oberen und mittleren Theil des Mastdarmes versehen. Zum peripheren Theil, also zum Ursprungsort dieser wichtigen Aeste, ziehen jene peripheren Aeste, welche grösstentheils durch die Fasern des dritten und vierten weissen Ramus communicans lumbalis gebildet werden.

Die Verlaufsrichtung der grösseren Anzahl der cerebrospinalen Faserbündel bestimmt gleichzeitig die Lagerungsverhältnisse der weissen lumbalen Rami communicantes. Aus dem angeführten Grunde liegen nämlich die weissen Rami communicantes lumb. unterhalb der grauen und schliessen sich bogenförmig in distaler Richtung dem Grenzstrange an.

Fig. 12 stellt den beiderseitigen lumbalen Grenzstrang mit seinen Rami communicantes und peripherischen Aesten, wie auch das um die Art. mesenterica inf. gelegene Geflecht mit den dasselbe bildenden und aus demselben entspringenden Aesten in situ dar. Die zur Arterie ziehenden Aeste sind nur angedeutet, und es sind hauptsächlich nur jene peripheren Aeste abgebildet, deren stärkere zur Harnblase und zum Mastdarm ziehen.

Die weissen lumbalen Rami communicantes schliessen sich in geradezu distaler Richtung dem Grenzstrange an, ihr weiterer Verlauf ist auf einem solchen makroskopischen Bild nicht zu erkennen. Vom Grenzstrange entspringen auch, nahe an den Anschlussstellen der lumbalen Rami communicantes, die sympathischen peripherischen Aeste, von welchen namentlich jene, die in der Höhe des dritten und vierten Ramus communicans lumb. ihren Ursprung haben zu jenem Theil des Geflechtes ziehen, von wo die vorher erwähnten wichtigen Aeste ausgehen. Die räumliche Anordnung der weissen und grauen Rami communicantes ist auch deutlich zu sehen.

Fig. 13 zeigt die Details des der Pepsinmethode unterworfenen sympathischen Bauchgrenzstranges. Der Verlauf und Ursprung der die einzelnen peripherischen Aeste zusammensetzenden Faserbündel ist sehr schön erkennbar. Besonders muss ich noch das in Figg. 13, 14 dargestellte Verhalten der Faserbündel des dritten und vierten lumbalen Ramus communicans den in ihrer Nähe entspringenden peripherischen Aesten gegenüber betonen, die zum Ursprungsort der erwähnten die Harnblase und den Mastdarm versorgenden Nerven ziehen.

Den vierten Ramus communicans lumbalis bilden im Vergleich mit dem dritten auffallend weniger cerebrospinale Bündel. Schon der fünfte lumbale Ramus communicans zeigt nach der Verdauung nur mehr kaum ein bis zwei Nervenbündel, welche im Grenzstrange ebenfalls niedersteigen. Von dieser Stelle an können wir nur von grauen Rami communicantes des sympathischen Grenzstranges sprechen, weil die nach der Verdauung sich präsentirenden doppelten oder dreifachen Rami communicantes des Sacral-Grenzstranges, sowie auch der Grenzstrang selbst allgemein in grauer Farbe erscheinen. An der Uebergangsstelle des Lumbaltheils in den Sacraltheil sind im Grenzstrang noch weisse Faserbündel in geringer Anzahl zu erkennen, an anderen Stellen des Sacraltheils kann man nur sporadisch ein bis zwei weisse Bündel durch die graue Masse durchscheinen sehen. Und wenn wir mit einem solchen verdauten Sacraltheil einen Brust- oder Lumbaltheil vergleichen, so ist in den betreffenden Partien die Gegenwart oder der Mangel der cerebrospinalen Bündel in frappanter Weise zu erkennen. Der Grenzstrang schliesst an beiden Seiten in der Ursprungshöhe des fünften vorderen Sacralnerven mit einem grossen Ganglion ab; das Ganglion hängt mittelst ein bis zwei starker grauer Aeste mit dem entsprechenden Sacralnerven zusammen, seine kleineren peripherischen Aeste streben dem Schweife zu, indem sie die Schweifarterie begleiten. Die grauen Rami communicantes gehen grösstentheils zur Peripherie der Sacralnerven, ein kleiner Theil geht zu deren Centraltheil. In einem Falle war an jener Stelle des vierten grauen Ramus communicans sacralis, wo derselbe mit dem centralen Theile des entsprechenden Nerven in Zusammenhang stand, auch ein weisses

Bündel zu erkennen. Am Sacraltheil des Grenzstranges war ausser grauen Rami communicantes von beträchtlicher Anzahl und Dicke, kein Ursprung eines weiteren sympathischen peripherischen Astes zu beobachten. Von den in der Höhe des sympathischen Endganglions hervortretenden Sacralnerven entspringen jedoch weisse Nervenäste, welche zum unteren Theil des Mastdarmes ziehen. [Fig. 16 zeigt den mit der Pepsinmethode behandelten Sacraltheil des sympathischen Grenzstranges. Der Grenzstrang sowie auch die Rami communicantes erscheinen alle in grauer Farbe. Die cerebrospinalen Faserbündel treten im oberen Theile des Grenzstranges obwohl in geringerer Anzahl, jedoch noch immer deutlich genug hervor; mit den Figg. 8 u. 13 verglichen aber doch mit einem auffallenden Unterschiede. Die zum unteren Theile des Mastdarmes ziehenden peripherischen Aeste schon in der Bahn der Sacralnerven enthalten, treten in der Höhe des sympathischen Endganglions hervor.

Aus dem Gesagten geht klar hervor, dass sich die cerebrospinalen Faserbündel der Rami communicantes im Grenzstrange nach einem bestimmten Systeme vertheilen. Aus der Verlaufsrichtung der grösseren Anzahl von Faserbündeln können wir uns jene örtliche Anordnung erklären, welche bei den weissen Rami communicantes in so auffallender Weise zu erkennen ist; die sechs bis sieben Rami communicantes thorac. sind nämlich oberhalb der grauen, die übrigen Brust- und lumbalen Rami communicantes sind unterhalb der grauen gelagert. Und diese Anordnung ist nothwendig, damit die Bündel von grösserer Anzahl leichter an ihren Bestimmungsort gelangen.

Das System der Anordnung besteht aber darin, dass der grössere Theil der vom Rückenmark ausgehenden und in der Bahn der sechs bis sieben oberen Rami communicantes thorac. enthaltenen cerebrospinalen Faserbündel im Grenzstrange aufwärts, der kleinere Theil abwärts steigt; bei den folgenden Brust- und lumbalen Rami communicantes geht der grössere Theil der Fasern abwärts, der kleinere Theil aufwärts. Die in grosser Anzahl absteigenden Faserbündel trennen sich in Gestalt von peripherischen Aesten vom Grenzstrange; und da es uns gelungen ist, das aufsteigende Bündel des dritten und vierten weissen Ramus communicans lumbalis in einen weiter oben vom Grenzstrange abgehenden peripherischen Ast zu verfolgen, so folgern wir daraus, dass die in geringerer Anzahl aufsteigenden Faserbündel mit an höher gelegenen Orten entspringenden peripherischen Aesten ihren Bestimmungsort erreichen. Am Sacraltheile des Grenzstranges hört das Auftreten des cerebrospinale Faserbündel enthaltenden weissen Ramus communicans auf — wenigstens ist er mit der Pepsinmethode nicht nachzuweisen — und in Folge dessen auch deren Verbindung mit dem Grenzstrange. Und dieses so scharf sich darstellende morphologische Verhältniss

giebt uns den sicheren Schlüssel für das zwischen den cerebrospinalen Faserbündeln und dem sympathischen Grenzstrange bestehende Verhältniss. Wie wir gesehen haben, suchten die cerebrospinalen Faserbündel die Bahn des sympathischen Grenzstranges auf, um nach kürzerem oder längerem Verlauf in demselben einestheils leichter ihre Innervationsgebiete erreichen zu können — und auf dieses weist die Existenz eines bestimmten Systems die Verlaufsrichtung der Fasern betreffend hin. Andererseits mussten aber diese Fasern auch schon deshalb die Bahn des Grenzstranges aufsuchen, um in ihrem Verlaufe mit sympathischen Elementen verbunden, an ihren Bestimmungsort gelangen zu können. Diesbezüglich weisen wir auf die früher erwähnten Verhältnisse, die unsere Behauptung unterstützten. Und diese erwähnten Verhältnisse wurden uns dadurch wieder in Erinnerung gebracht, dass die cerebrospinalen Faserbündel mit Benutzung der Bahn des Grenzstranges einerseits zu weiter und höher gelegenen, andererseits zu weiter und tiefer gelegenen Theilen gelangten. Ein beträchtlicher Theil der Fasern der weissen Rami communicantes thoracici gelangte zu den in der Bauchhöhle liegenden Organen, ein Theil der weissen Rami communicantes lumb. verlief zu Organen der Beckenhöhle. Dem Sacraltheil des Grenzstranges schliessen sich cerebrospinale Faserbündel nicht mehr an, und die Erklärung dafür finden wir darin, dass der sympathische Grenzstrang sozusagen schon bei dem vierten Kreuzbeinloche aufhört. Demzufolge auch der Mangel der weissen Rami communicantes als natürlich anzusehen ist, wir würden eine keineswegs zweckmässige Anordnung darin gefunden haben, wenn die cerebrospinalen Faserbündel auch diese kurze Bahn dazu benutzt hätten, um einerseits zu tiefer gelegenen Organen zu gelangen, andererseits um sympathische Elemente aufzunehmen. Und deshalb sind die morphologischen Verhältnisse des Sacraltheiles obwohl denen des Brust- und Lumbaltheiles entgegengesetzt, doch von einer der räumlichen Anordnung vollkommen entsprechenden Zweckmässigkeit. Dort wo der Grenzstrang, abgesehen von den die Schweifarterie begleitenden Aesten mit einem Endganglion aufhört, entspringen in derselben Höhe vom entsprechenden Sacralnerven peripherische weisse Aeste, welche zum unteren Theile des Mastdarmes gehen. Und aus diesem morphologischen Verhältniss müssen wir schliessen, dass die dem lumbalen und Brustgrenzstrange sich anschliessenden cerebrospinalen Faserbündeln morphologisch entsprechenden Fasern, da sie sich dem kurzen Sacraltheil des Grenzstranges nicht anschliessen können, in den Sacralnerven selbst enthalten sind und in deren Bahn als deren peripherische Aeste an ihren Bestimmungsort gelangen. Aber auch in diesem den localen Verhältnissen entsprechend verändertem Bilde finden wir die systematische Anordnung in dem Grau des sacralen Grenzstranges und der entsprechenden Rami communicantes. Da die cerebrospinalen Bündel dem Grenzstrange

sich nicht anschliessen, so lässt der Grenzstrang seine Elemente in Gestalt grauer Rami communicantes zu den Sacralnerven gelangen.

Bevor ich auf diese Verhältnisse aus physiologischem Gesichtspunkte einige Bemerkungen mache, will ich kurz die anatomischen Verhältnisse der Rami communicantes in einigen von mir beobachteten Fällen erwähnen. Die Rami communicantes beim Menschen zeigen im Brusttheil die beständigsten Verhältnisse. Nach Luschka ist das Vorkommen der Rami communicantes gewöhnlich doppelt. Meinerseits konnte ich mich von der Constanz dieses Verhältnisses nicht überzeugen. In einem Falle konnte ich im rechsseitigen Brusttheil beim erwachsenen Menschen fünfmal doppelte Rami communicantes finden, welche jedoch in verschiedener Dicke und in verschiedener Entfernung von einander zum vorderen Aste des Intercostalnerven zogen. Einer der Rami communicantes versenkte sich jedoch in zwei Fällen in das dem Intervertebralganglion sich anschmiegende vordere Wurzelbündel. Im Lumbaltheil sind diese doppelten Rami communicantes häufig, ebendaselbst kommt es jedoch vor, dass von zwei verschiedenen Nerven je ein Ramus communicans sich mit einem Ganglion verbindet, oder die einfachen Rami communicantes zu je einem Ganglion ziehen. Bei einem kleinen Kinde konnte ich beobachten, dass ein lumbales Ganglion durch drei Rami communicantes mit den entsprechenden auf einander folgenden Nerven im Zusammenhange stand. Manchmal kommt es vor, dass zwei Ganglien in eines zusammenfliessen und dann dieses einfache Ganglion seiner Zusammensetzung entsprechend mit zwei einfachen Rami communicantes zusammenhängt. Bei einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo machte ich die Beobachtung, dass zwei in einander zusammengeflossene Ganglien mittelst dreier einfacher Rami communicantes mit den drei auf einander folgenden Nerven in Verbindung standen. Auch beim Hunde hatte ich Gelegenheit zu beobachten, dass ein aus dem Verschmelzen zweier Ganglien entstandenes Brustganglion durch zwei einfache Rami communicantes mit den entsprechenden Nerven verbunden war. Bei anderen Säugethieren ändert sich deren Grösse entsprechend auch das morphologische Verhältniss der Rami communicantes, so steht beim Maulwurf und bei der Maus der sehr feine Grenzstrang mit den Spinalnerven in einem so innigen Verhältniss, dass von einer Scheidung der Rami communciantes gar keine Rede sein kann. Bei Vögeln sitzen die sympathischen Ganglien den Stämmen der Spinalnerven so eng an im Hals und Brusttheile, dass sie als Anschwellungen der Letzteren erscheinen (Figg. 17, 18, 10), weshalb auch morphologisch bei diesen Theilen von Rami communicantes nicht die Rede sein kann. Beim Huhn beobachtete ich in einem Falle, dass das auf dem letzten Halsnerven sitzende sympathische Ganglion einen feinen Ramus communicans zum ersten Dorsalnerven sandte (Fig. 18), weiter fand ich

in einem Falle beim Falken einen mit dem ersten Dorsalnerven zusammenhängenden aus dem sympathischen Ganglion entspringenden Ramus communicans für den letzten Halsnerven (Fig. 19). Von grossem Interesse ist der Vergleich des Grenzstranges der Schildkröte und des Vogels, im gegebenen Falle des grauen Reihers. Bei Ardea cinerea sind wie Fig. 17 zeigt die Ganglien auf dem Stamme der Nerven gelegen und grösstentheils jedem Ganglion entsprechend geht ein peripherischer Ast zum Eingeweidegeflecht; die grössere Masse dieser Aeste stammt von den entsprechenden Spinalnerven ab. Bei Emys europaea (Fig. 20) gehen von den den Intercostalnerven entsprechenden Stämmen die langen Rami communicantes aus, welche ein grösseres Ganglion des Grenzstranges berührend zu den Eingeweiden verlaufen.

Die eben angeführten Verhältnisse sind, bezüglich ihrer Bedeutung, wenn die Resultate der physiologischen Versuche in Betracht gezogen werden, noch in unzähligen Punkten nicht klar. Es taucht nämlich die Frage auf: wohin gelangen wohl jene Fasern, die von den sechs bis sieben oberen Rami communicantes entspringend im Grenzstrange aufsteigen, wohin das kleine absteigende Bündel derselben Rami communicantes? Was ist die Bestimmung jener Fasern, welche von den übrigen Rami communicantes thoracici sich trennend im Grenzstrange ebenfalls aufsteigen, was ist der Zweck jener Fasern, die vom dritten und vierten lumbalen Ramus communicans zur Harnblase und zum Mastdarm ziehen? Und so weiter.

Es ist bekannt, dass im Halstheil des sympathischen Grenzstranges aufsteigende Fasern enthalten sind, welche auch bis zur Iris gelangen. Budge[1] bestimmte auf Grund physiologischer Versuche das im Rückenmarke befindliche Centrum der zur Iris ziehenden Faserbahn und nannte es Centrum cilio-spinale inferius. Reizung dieses beim Kaninchen zwischen sechsten Cervical- und zweiten Dorsalnerven gelegenen Centrums ruft sogleich Erweiterung der Pupillen hervor. Dasselbe ergiebt Reizung des Halssympathicus, während Durchschneidung desselben die entgegengesetzte Wirkung hat. Diese Versuche ergeben (mit einem Wort) jeden Zweifel ausschliessend, dass wir es hier mit einem vom Rückenmark ausgehenden aufsteigenden Faserbahn zu thun haben, und es wäre sehr verlockend, vielleicht jedoch noch nicht statthaft, in dieser Bahn jene früher erwähnten aufsteigenden Fasern zu agnosciren. Wie wir gesehen haben, gehen von den sechs bis sieben oberen Rami communicantes thorac. Bündel in grösserer Anzahl aufwärts, von den übrigen Rami communicantes thorac. in geringerer Anzahl. Wenn wir anerkennen, dass in jenem aufsteigenden Faserbündel auch die erwähnte Bahn enthalten ist, müssen wir mit jener Frage rechnen, ob

[1] *Lehrbuch der speciellen Physiologie des Menschen.* 1862. S. 769.

beim Pferde die untere Grenze dieser Bahn bis zum sechsten bis siebenten Ramus communicantes thorac. sich erstreckt und jene gewöhnlich in grösserer Menge aufsteigenden Faserbündel zu dieser also zu ein und derselben Bahn gehören, und weiter, ob jene von den übrigen Rami communicantes thorac. in geringerer Anzahl aufsteigenden Faserbündel mit dieser Bahn in keinerlei Verhältniss stehen? Diese Frage zu beantworten ist unmöglich, weil bisher die auf sämmtliche Rami communicantes thorac. gerichteten physiologischen und pathologischen Versuche wie auch an den klinisch beobachtet gewesenen Todten angestellte pathologisch-anatomische Untersuchungen fehlen.

Auf Grund der physiologischen Versuche schloss man auch auf andere, jedoch absteigende Bahnen und verlegte deren Centrum in den unteren Theil des Rückenmarkes. Budge[1] nimmt beim Kaninchen ein Centrum an, welches in der Höhe des vierten Lumbalwirbels gelegen ist und von welchem der vierte Lumbalnerv ausgeht. Dies Centrum nannte er Centrum genito-spinale. Reizung desselben rief peristaltische Bewegung der Samenleiter hervor. Goltz[2] hielt beim Hunde die Annahme mehrerer Centren im lumbalen Rückenmark auf Grund von Versuchen für nöthig. Seiner Ansicht nach befindet sich dort das mechanisch-reflectorische Centrum der Peniserection, das reflectorische Centrum der Schliessmuskelbewegung des Mastdarmes.

Aus früher Erwähntem ist uns bekannt, dass beim Pferde der grössere Theil der Fasern der lumbalen Rami communicantes im Grenzstrange niedersteigt, ein Theil nach aufwärts strebt, ein zweiter Theil sich mit einem vom Grenzstrang gerade abgehenden, jedoch tiefer gelegenen peripheren Ast verbindet und ein dritter Theil in demselben niedersteigt. Wir sahen, durch welche Nervenäste jenes Geflecht, welches die Art. mesenterica inf. umgiebt, gebildet wird, dass an dessen Bildung auch die Fasern der lumbalen Rami communicantes theilnehmen, und dass in der von dem Geflecht ausgehenden, der Harnblase und dem Mastdarme zustrebenden Nervenbahn auch ein grosser Theil der Fasern des dritten und vierten Ramus communicans lumbalis enthalten ist. Und wenn wir nun thatsächlich dieses Verhältniss erklären wollen, so können wir dies schon aus dem früher erwähnten Grunde nicht exact thun. Wir können uns darüber nicht bestimmt äussern, was die Bestimmung jenes Faserbündels sei, welches im Grenzstrange niedersteigt, und jener Faserbündel, die direct in vom lumbalen Grenzstrang ausgehende peripherische Aeste sich fortsetzen. Da wir gesehen haben, dass die einzelnen peripherischen Aeste aus von höher und tiefer gelegenen Orten kommenden Fasern gebildet werden, kann man von

---

[1] A. a. O. S. 787.

[2] **Pflüger's** *Archiv* u. s. w. 1870. Bd. VII. S. 460.

der Bedeutung der direct hinüberbiegenden Bündel der in der Nähe liegenden lumbalen Rami communicantes in Ermangelung unmittelbar an den entsprechenden Rami communicantes ausgeführter Versuche, nichts sprechen. Selbst aus der Zusammensetzung der peripherischen Aeste können wir keine sicheren Schlüsse ziehen. Wir können nicht bestimmen, ob in der Innervation der Harnblase und des Mastdarmes ausser den Fasern des dritten und vierten Ramus communicans lumbalis nicht auch noch anderen und welchen Fasern eine Rolle zukomme und welche.

Wie verlockend es auch immer sei, diese systematischen morphologischen Verhältnisse mit den erwähnten physiologischen Resultaten in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, so sind wir meiner bescheidenen Ansicht nach, heute noch nicht genügend berechtigt, dies zu thun. Es ist wohl wahr, dass oft physiologische und pathologische Beobachtungen der Erklärung unbekannter morphologischer Verhältnisse vorangehen: hier haben wir es jedoch mit einem solch' systematischen Ganzen bisher unbekannter morphologischer Verhältnisse zu thun, über dessen Bedeutung erst zu vollführende Versuche und Untersuchungen Klarheit zu schaffen berufen sind. Es ist unsere feste Ueberzeugung, dass sowohl die physiologischen und pathologischen Versuche, als auch die pathologisch-anatomischen Untersuchungen, wenn sie in Verbindung mit dem Rückenmarke auch auf die Rami communicantes und die peripherischen sympathischen Aeste ausgedehnt werden, viel Licht über dies bisher so dunkle Capitel der Physiologie und Pathologie verbreiten werden.

Und wenn ich nun meine Mittheilung schliesse, thue ich dies mit der beruhigenden Hoffnung, dass die erkannten systematischen morphologischen Verhältnisse nicht lange schweigsames todtes Material bilden werden, sondern dass ihnen sowie den mit ihnen in Zusammenhang auftauchenden offenen Fragen die experimentelle Physiologie und Pathologie bald die erforderliche Lösung geben werde.

Budapest 1. November 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. (Vergr. Hartnack S. 8.) Querschnitt eines 52 mm langen menschlichen Embryo. *Spg.* Spinalganglion. *dw.* dorsale Wurzelfasern. *vw.* ventrale Wurzel. *da.* dorsaler Ast. *va.* ventraler Ast. *x, x, x,* Fasern, die eine Strecke ungekreuzt verlaufen.

Figg. 2 und 3. Spinalnerven sammt Wurzeln aus dem Brusttheile des Pferdes. *D.* Dura mater. *hw.* hintere Wurzel. *vw.* vordere Wurzel. *Spg.* Spinalganglion. *da.* dorsaler Ast. *va.* ventraler Ast. *cg.* grauer Communicans. *ca.* weisser Communicans. *Sg.* Sympathicusganglion. *gs.* Grenzstrang.

Figg. 4 und 5. (Vergr. Hartnack S. 8.) Querschnitte eines 9 Tage bebrüteten Hühnerembryo. *Spg.* Spinalganglion. *Sg.* Sympathicusganglion. *vw.* vordere Wurzel. *hw.* hintere Wurzelfasern. *va., da.* ventraler, dorsaler Ast. *x,* Verbindung zwischen vorderer Wurzel und Sympathicusganglion. *x,,* Verbindung zwischen dorsalem Ast und Sympathicusganglion. *x,,,* Schleifenbündel. *hwf.* hintere Wurzelfasern, Verbindung zwischen beiden Ganglien.

Fig. 6. (Vergr. Hartnack S. 8.) Querschnitt eines 8 Tage bebrüteten Hühnerembryo. *R.* Rückenmark. *cc.* Canalis centralis. *grs.* graue Substanz. *ws.* weisse Substanz. *hw.* hintere Wurzel. *vw.* vordere Wurzel. *Spg.* Spinalganglion. *Sg.* Sympathicusganglion. *p. Sg.* peripherisches Ganglion des Sympathicus. *Wk.* Wirbelkörper. *va. da.* ventraler, dorsaler Ast. x_1 x_2 x_3 *hwf.* wie in Figg. 4 und 5.

Fig. 7. (Vergr. Hartnack S. 8.) Querschnitt eines 9 Tage bebrüteten Hühnerembryo. *Spg.* Spinalganglion. *Sg.* Sympathicusganglion. *va. da.* ventraler, dorsaler Ast. *x, x,* Verbindung zwischen dorsalem Ast und Sympathicusganglion. x_2 Schleifenbündel.

Fig. 8. Brusttheil des sympathischen Grenzstranges sammt Rami communicantes beim Pferde nach dreistündiger Einwirkung der Verdauungsflüssigkeit. *Gs.* Grenzstrang. *ca.* weisse, *cg.* graue Rami communicantes. *Sg.* Sympathicusganglion. *Spl.* Nervus splanchnicus.

Fig. 9. Theil des sympathischen Brustgrenzstranges mit den Ursprungsbündeln des Splanchnicus nach dreistündiger Einwirkung der Verdauungsflüssigkeit, isolirt. 1—8. Sympathicusganglion. *aa.* Theile des Grenzstranges. *b.* weisse, *c.* graue Rami communicantes. *dd.* Ursprungsbündel des Splanchnicus. *Spl.* Nervus splanchnicus.

Figg. 10 und 11. Theile des sympathischen Brustgrenzstranges ohne Behandlung mit der Verdauungsflüssigkeit. 5, 6, 9. *ca.* 5 6 9 *ter* weisse Communicantes thorac. *Gs.* Grenzstrang. *dist. prox.* dessen distaler und proximaler Theil.

Fig. 12. Beiderseitiger Lumbalgrenzstrang des Sympathicus sammt Rami communicantes lumb. und peripherischer Aeste in situ. *Gs.* Grenzstrang. *sg.* Sympathicusganglion. *cg.* graue, *ca.* weisse Rami communicantes lumb. *Ao.* Aorta. *Am. r.* Art.

mesenterica sup. *Am. i.* Art mesenterica inf. *spa.* peripherische Aeste des Grenzstranges. *G.* Geflecht. *pa.* dessen peripherische Aeste. *PA.* peripherische Aeste, zum oberen und mittleren Theile des Mastdarmes und zur unteren Fläche der Harnblase ziehend.

Figg. 13–15. Theile des sympathischen Lumbalgrenzstranges, sämmtliche der Verdauungsflüssigkeit ausgesetzt. *Gs.* Grenzstrang. *dist. prox.* dessen distaler und proximaler Theil. I, II, III, IV Lumbalnerv. *ca.* weisse, *cg.* graue Rami communicantes lumb.. *P.* peripherische Aeste des Grenzstranges. *Periph.* Peripherische Aeste des Grenzstranges. 2 *lc.*, 3 *lc.*, 2, 3 *ter.* R. communic. lumb.

Fig. 16. Sacraltheil des Sympathischen Grenzstranges, der Verdauungsflüssigkeit ausgesetzt. *Gs.* Grenzstrang. *cg.* graue Rami communicantes. *Sg.* Grenzganglion. *Nns.* Nervi sacrales. *PA.* Peripherische Aeste zum unteren Theile des Mastdarmes ziehend.

Fig. 17. Brusttheil des Grenzstranges sammt Plexus coeliacus beim grauen Reiher (Ardea cinerea). 1, 3, 5, 7. 4, 5, 6, 7. Brustganglion. 2, 4, 6. doppelte Commissuren 16. N. splanchnicus. 8, 9. dessen Aeste. 10, 11, 12. Zum Ganglion coeliacum ziehende Aeste. 13, 19. Ganglion coeliacum. 14, 21. dessen Aeste. 18. Linkseitiger Splanchnicus. 17. Dessen Ast. 15. 22. Zur Bauchaorta ziehende Aeste.

Fig. 18. Theil des Grenzstranges beim Huhn. 1, 2, 3. Ganglion. 4, 5. doppelte Commissuren. 6. Spinalnerven. 7. Ramus communicans.

Fig. 19. Theil des Grenzstranges beim Falken. 1, 2, 3. Ganglion. 4. Commissur. 5. Ramus communicans. 6. Spinalnerv.

Fig. 20. Linksseitiger Grenzstrang bei der Schildkröte. 1. Vagosympathicus. 3, 22, 23, 24. Rr. cardiaci. 2, 5, 6, 7, 11, 12. Ganglien. 9. Ganglion coeliacum. 13, 14, 17, 18. Rami communicantes. 19, 20. Spinalnerven. 15, 16. Gefässnerven.

Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei.

Von

Dr. R. Bonnet,

Professor an der Centralthierarzneischule und Privatdocent an der Universität in München.

(Hierzu Taf. IX—XI.)

Die den Inhalt der nachstehenden Zeilen bildenden Untersuchungen über die Entwickelung des Schafeies entsprangen dem Wunsche in embryologischen Vorlesungen über die Entwickelung unserer wiederkäuenden Hausthiere genauere Angaben machen zu können, als sie sich aus den theils spärlichen, theils widerspruchsvollen Notizen der embryologischen Lehr- und Handbücher, sowie aus den einschlägigen Monographien zusammentragen liessen. Eine völlig neue Bearbeitung des Stoffes war um so nöthiger als die ältesten einschlägigen Untersuchungen von Haller und Kuhlemann,[1] von jeher mit Misstrauen oder Unglauben aufgenommen, für unsere heutigen Bedürfnisse als nahezu werthlos zu betrachten sind und die von v. Bär[2] und von v. Bischoff[3] geschaffene Basis einmal an verschiedenen Repräsentanten (Schaf und Reh) gewonnen, dann aber nur im Allgemeinen ausgebaut und durch die nachfolgenden Arbeiten Coste's[4] und Haus-

[1] Haller und Kuhlemann, *Observationes quaedam circa negotium generationis.* Lipsiae 1754.

[2] v. Bär, *Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere.* 1837. Bd. II. S. 237.

[3] v. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* 1854.

[4] Coste, *Embryogénie comparée.* Paris 1837, und Coste, *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.* 1847—59.



mann's[1] in vielen Punkten wieder streitig wurde. Auch eine neuerlich erschienene sich hauptsächlich auf die Structur der Eihäute beschränkende Arbeit von Dastre[2] hat wenig an dieser Sachlage geändert, da sie sich vollständig an die Coste'schen Angaben mit all ihren Irrthümern anlehnt.

Seither haben sich viele Fragen geändert, manche neu aufgeworfen und unsere heutige bedeutend vervollkommnete Technik giebt den Muth an ihre Lösung mit Hoffnung auf Erfolg heranzutreten.

Die Untersuchungen wurden vor vier Jahren begonnen, konnten aber, durch mancherlei Umstände unterbrochen, nicht in einem Gusse vollendet werden. Die Versuchsthiere, Kreuzung von Merino und bayerischer Landrace, wurden von den Schäfereien in Schleissheim und im letzten Herbst aus den gräflich Törring'schen Heerden in Seefeld bei München bezogen. Dieselben wurden durch einen sogenannten Probirbock erst auf ihre Bockigkeit geprüft, dann nur einmal von einem kräftigen Schafbock besprungen und gekennzeichnet an die hiesige Thierarzneischule abgeliefert. Der Tödtung habe ich meist selbst beigewohnt und persönlich die Tragsäcke entfernt. Letztere konnten in allen Fällen lebenswarm untersucht werden. Leider ist die Sprungzeit nicht bei allen Versuchsthieren gleichheitlich notirt worden, da die Schäfer, welche den Sprung leiteten, bald nur den Tag, oder die Tageszeit und nur bei einer Serie die Stunden und Minuten angaben. Ich lege jedoch hierauf kein besonderes Gewicht, weil, wie wir sehen werden, selbst gleichalterige Eier sehr verschieden entwickelt sein können, ein Factum das für Schwein und Schaf schon v. Bär betont.

I. Zeugungsgeschichte.

Die Brunst, d. h. die Zeit des stärksten Begattungstriebes, welche das Schaf durch verändertes Benehmen erkennen lässt und in welcher es den Bock aufnimmt, ist — eigene Untersuchungen stehen mir über diesen Punkt nicht zu Gebote — nach allen Angaben eine kurze. Sie dauert nach dem Einen[3] 24, nach dem Anderen[4] nur 16 Stunden. Franck[5] giebt sie zu 20 bis 30 Stunden an.

---

[1] Hausmann, *Ueber die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies bei den Säugethieren und dem Menschen.* Hannover 1840.

[2] Dastre, Recherches sur l'allantoïde et le chorion de quelques mammifères. *Annales des Sciences nat. Zoologie.* 1876. T. III.

[3] Kuhlemann, a. a. O. S. 13 Nota.

[4] Hausmann, a. a. O. S. 94.

[5] Franck, *Handbuch der thierärztlichen Geburtshülfe.* 1876. S. 60.

Die äusseren Brunsterscheinungen sind gering. Das Schaf blökt, bürzelt mit dem Schwänzchen, drängt zum Bock und lässt ihn willig aufsitzen. Hausmann[1] schildert den Begattungsact folgendermaassen: „Kommt der Bock zu einem böckischen Schafe, so nähert er sich demselben mit Begierde, stellt sich aber bald ruhig und wie nachdenkend hinter dasselbe, um die Erection der Ruthe abzuwarten. Sowie die Erection eingetreten, welche meistens sehr bald erfolgt, bespringt er das Schaf und führt mit einem Stosse die Ruthe in den Grund der Scheide und ziehet unmittelbar darauf das Glied wieder zurück. Der eigentliche Begattungsact währt daher kaum eine Secunde."

Soweit meine Erfahrungen reichen, trifft diese Schilderung richtig zu, nur fiel mir die contemplative Seite im Benehmen des Bockes weniger auf als Hausmann. Von Interesse ist, dass auch Schafe, die noch nicht auf der Höhe der Brunst angelangt sind, aufnehmen, wenn man sie durch Festhalten zwingt, dem Bock den Sprung zu gestatten. Es ist in Züchterkreisen bekannt, dass ein Sprung während der Brunst sichere Befruchtung zur Folge hat, wie auch Hausmann angiebt.[2] Die kurze Dauer der Brunst und die sie überdauernde Lebensfähigkeit der Zoospermien garantirt die Sicherheit der Befruchtung wenn überhaupt die Begattung stattfinden kann.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass die erste Brunst schon bei sechs bis acht Monaten alten Schafen eintritt, übrigens von Klima und Futter, wie bei allen Thieren, in ihrem ersten Auftreten beeinflusst ist.

Die Tragezeit währt beim Merino im Mittel 150, 3 Tage (v. Nathusius). Nach der Geburt soll eine Ruhepause von etwa sieben Monaten eintreten, nach Ablauf dieser Zeit stellen sich wieder Brunsterscheinungen ein, die sich nun in 17 tägigem (Rueff) oder drei bis vier wöchentlichen Turnus (Harms) wiederholen. Bei einzelnen Schafracen fehlt die grössere Pause nach dem Lammen. Franck[3] giebt an, dass das sich durch grosse Fruchtbarkeit auszeichnende chinesische Ong-ti kurze Zeit nach der Geburt wieder trächtig werde und zweimal im Jahre Junge bringe. Bekanntlich fällt die Hauptbrunstzeit beim Schafe auf Frühjahr und Herbst, kann aber aus ökonomischen Rücksichten willkürlich verschoben werden.

Betreffs der inneren Brunsterscheinungen ergaben meine meist schon publicirten Beobachtungen:[4] Dass eine eigentliche Blutung in's Cavum

---

[1] A. a. O. S. 45.

[2] A. a. O. S. 94.

[3] A. a. O. S. 62.

[4] Bonnet, Melanose der Uterinschleimhaut bei brünstigen und trächtigen Schafen. *Zeitschrift für Thierheilkunde und vergleichende Pathologie.* Bd. VI. S. 419 und Bd. VII. S. 365.

uteri aus den Carunkeln, wie bei der Kuh, beim Schafe nicht stattfindet, dass aber in der Umgebung der Gefässe mikroskopische Blutungen in das Schleimhautgewebe zu vorübergehenden nach In- und Extensität wechselnden Pigmentirungen der Uterinschleimhaut führen können. Dass die hyperämische Schleimhaut stark serös durchfeuchtet und mit massenhaften Leucocyten infiltrirt,[1] sowie mit einem an Masse wechselnden Belag derselben versehen ist, während das Epithel seiner Flimmerhaare verlustig geht und fettig infiltrirt nicht aber, wie bisher allgemein angenommen wurde, in fettiger Degeneration begriffen ist. Dass ferner sich das Epithel der Schleimhauteinbuchtungen (Mündungsabschnitt der Uterindrüsen) ganz ähnlich verhält, und dass das ganze Epithel der Schleimhaut und sogenannten Uterindrüsen mit Ausnahme von deren Grund, wo dasselbe noch flimmert, von reichlichen, theils fettig zerfallenden Leucocyten durchsetzt wird, die den grössten Theil der geformten Bestandtheile der Uterinmilch durch ihre Zerfallsproducte bilden. Dass endlich diese Uterinmilch nicht nur während der Trächtigkeit, sondern auch während jeder Brunst abgesondert wird und neben den angeführten geformten Bestandtheilen stets die als Eiweisskrystalloide aufzufassenden „Uterinstäbchen" in wechselnder Menge enthält. Diese Hyperämie, Schwellung und Leucocytenemigration dehnt sich auch auf die Scheidenschleimhaut aus. Wie weit der Process im Eileiter hinauf reicht, ist mir fraglich geblieben. Ich vermuthe, dass er im Eileiter beginnend auf die Uterin- und Scheidenschleimhaut übergreift, wenn er nicht von vornherein die genannten Theile gleichzeitig ergreift. Im Fall einer Befruchtung wird der bei der Brunst acute Process chronisch und erhält sich bis zur Geburt. Findet degegen keine Befruchtung statt, so lässt die Hyperämie mit ihren Begleiterscheinungen nach, um — wann? kann ich präcise nicht angeben aber jedenfalls in kurzer Zeit, vielleicht in zwei Tagen, — wieder völlig zu verschwinden. Nur ihre Consequenzen, soweit sie in der mitunter auftretenden Pigmentirung und in der Anwesenheit der von mir beschriebenen Farbstoffschollen in der Mucosa sich aussprechen, sind noch längere Zeit an der Uterinschleimhaut nachweisbar. Betreffs der Brunsterscheinungen an den Ovarien kann ich angeben, dass in der Regel die Eierstöcke in ihrer Function zu alterniren scheinen. Meist weist der eine turgescentere auch grössere Follikel und nach abgelaufener Brunst den oder die gelben Körper auf, während der andere klein blass und schlaff auch kleinere Follikel trägt.

Hinsichtlich der Zahl der platzenden Follikel ergeben sich bedeutende Racenabweichungen bei den mit bayerischer Landrace gekreuzten Merinos, die zu den Versuchen dienten, sind Zwillinge Ausnahmen. Häufig

[1] Bonnet, *Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht.* 1882.

findet man bei multiparen Schafracen weniger Früchte als frische gelbe Körper. Nach meinen Erfahrungen gehen überhaupt bei den multiparen Haussäugethieren, wie die Berücksichtigung der Zahl der gelben Körper im Verhältniss zur Zahl der Früchte lehrt, relativ viele Eier in den ersten Trächtigkeitswochen und Monaten abortiv zu Grunde, sei es dass sie nicht befruchtet wurden, oder dass sie nicht die nöthige Existenzbedingungen nach stattgehabter Befruchtung fanden. Ich habe in nachstehenden 118 Fällen bei Schafen bayerischer Landrace auf den Sitz der gelben Körper sowie auf ihre Vertheilung auf den Eierstöcken und ihre Beziehung zu den Früchten hinsichtlich deren Zahl und Lage im Uterus geachtet und gefunden:

a) 1 corp. lut. rechts . . . . 47 mal
b) 1 „ „ links . . . . 37 „

einmal mussten zwei Eier aus einem Follikel stammen, da trotz nur eines corp. lut. Zwillinge in gesonderten Eihäuten im entsprechenden Uterushorne zu finden waren. Ihr Geschlecht war, da sie nur 1.3 cm lang und etwas macerirt waren, nicht zu bestimmen.

c) 2 corp. lut. rechts . . . . 13 mal
d) 2 „ „ links . . . . 3 „
e) 3 „ „ rechts . . . . 1 „
f) 3 „ „ links . . . . 1 „
g) je 1 corp. lut. rechts und links . . . . 14 „
h) je 2 „ „ „ „ „ . . . . . 1 „
i) 2 corp. lut. rechts, 4 corp. lut. links . . 1 „
118 mal.

Das Material zu dieser Statistik entstammte dem hiesigen Schlachthause.

Ein Blick auf a) und c) ergiebt eine Praeponderanz in der Function des rechten Ovars, deren allenfallsige Gesetzmässigkeit an der Hand grösserer Zahlen zu beweisen wäre.

In dieser Tabelle sind inbegriffen: drei Ueberwanderungen der Eier (ob innere oder äussere fraglich), eine verzögerte innere Ordnung der Eier, da beide vom rechten Ovar stammende Eier noch im rechten Horne lagen, während in's linke nur der eine Eizipfel herüberreichte. Das befruchtete Horn war doppelt so gross, als das nichtbefruchtete und zeigte äusserlich zwei der Lage der Früchte entsprechende Anschwellungen. Der Regel nach hätte die eine Frucht schon in's unbefruchtete Horn gewandert sein sollen, wie dies in einem anderen Falle bei ca. 24 Tage alten Früchten, trotzdem die gelben Körper ebenfalls nur auf einem Ovar sassen, der Fall war.

Hinsichtlich der Zeit des Eiabganges während der Höhe der Brunst und einer eventuellen Beeinflussung desselben durch den Begattungsact, findet sich in der Literatur Folgendes vor:

Haller und Kuhlemann[1] fanden weder $^{3}/_{4}$ noch $1^{1}/_{2}$ Stunden nach der Begattung einen frisch geplatzten Follikel. Dagegen wurde in einem anderen Falle $1^{1}/_{2}$ Stunden nach dem Sprunge bei einem von acht Böcken („quo melius foecundaretur" wie Kuhlemann meint) belegten Schafe ein frisch geplatzter Follikel gefunden, den Kuhlemann als „dichteren ausfliessenden Schleim des Eies" d. h. als den damals noch für das Ei gehaltenen Liquor folliculi „mit blutigen Streifen" schildert. Ausserdem fanden sich ebenso wie in einem zweiten Falle „puncta fusca" wie ich solche als von alten gelben Körpern herrührende Residuen häufig an den Ovarien älterer Schafe sehe. Zwei Stunden nach dem Sprunge fand Kuhlemann abermals einen frisch geplatzten Follikel, vermisste aber einen solchen wieder drei Stunden nach der Begattung bei einem anderen Schafe. Von fünf Stunden nach dem Sprunge ab, fanden sich regelmässig geplatzte Follikel vor.

Hausmann[2] fand $1^{1}/_{4}$ Stunden nach dem Sprunge noch keinen geplatzten Follikel. Fünf Stunden und 50 Minuten nach dem Sprunge fand sich ein älterer gelber Körper neben einem dem Platzen nahen Follikel. Sechs Stunden nach dem Sprunge war ein Follikel eben geplatzt, da er an seiner Kuppe ein rothes Fleckchen tragend und nur wenig Flüssigkeit mehr enthaltend geschildert wird. 12 Stunden nach dem Sprunge war ebenfalls ein Follikel geplatzt und mit linsengrosser Wucherung an der Oeffnung versehen. Dann verdanken wir noch v. Bischoff eine Notiz,[3] dass er 24 Stunden nach Eintritt der Brunsterscheinungen bei einem nicht begatteten Schafe das Eichen im Eileiter $11^{1}/_{4}$ mm von dessen Tubarende liegend vorfand. Auch v. Bär[4] fand das Ei vor Ende des ersten Tages im Eileiter, ob eine Begattung stattgefunden hatte oder nicht, wird nicht erwähnt.

Von allen diesen Angaben hat meines Erachtens nur die v. Bischoff'sche Werth. Sie zeigt uns mit Sicherheit, dass 24 Stunden nach Eintritt der ersten bemerkbaren Brunsterscheinungen das Eichen den Follikel verlassen hat. Da es sich um diese Zeit schon ein Stück im Eileiter befindet, so muss es auch schon einige Zeit aus dem Follikel ausgetreten sein. Man wird also wohl die Eröffnung des Follikels ungefähr um die Mitte der Brunstperiode annehmen dürfen. Ob eine Begattung die Eröffnung des

[1] A. a. O. Sect. III. S. 18 ff.

[2] A. a. O. S. 94.

[3] Bischoff, *Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Loslösung der Eier* u. s. w. 1844. S. 25 ff.

[4] A. a. O. S. 183.

reifen Follikels zu beschleunigen im Stande ist lässt sich aus all den citirten Angaben nicht entnehmen, da sie nicht berücksichtigen

a. wann die ersten Brunsterscheinungen eintraten,

b. wie lange Zeit nach deren Eintritt der Sprung zugelassen wurde und

c. wie lange nach dem Sprunge der Follikel platzte.

Ohne genaue Berücksichtigung dieser drei Punkte ist aber ein sicheres Urtheil über den Eintritt der mit der Brunst verbundenen Ovulation, sowie über eine allenfalls gegebene Beeinflussung derselben durch den Begattungsact nicht möglich. Ich selbst habe im Hinblick auf die pecuniäre Seite der Versuche keine einschlägigen Beobachtungen gemacht.

Ferner kann ich angeben, dass die Tube des Eileiters nicht nur während der Brunst, sondern auch noch längere Zeit nach der Befruchtung, wenn das Ei schon längst im Uterus sich befindet, das Ovarium noch umfasst hält, indem sie sich in zahlreiche Querrunzeln gelegt über dasselbe hinschiebt. Schon v. Bär giebt an,[1] dass dies Umfassen in der Regel länger dauere, als man gewöhnlich annehme, fast gegen 4 Wochen.

Ich selbst fand, dass

a. 1 Tag $7^1/_2$ Stunde post coitum noch beide Ovarien völlig von den Tuben umfasst waren;

b. 12 Tage $^1/_4$ Stunde p. c. waren beide Tuben von den Ovarien abgeglitten,

c. 12 Tage 1 Stunde p. c. war das linke das corp. lut. aufweisende Ovarium noch bis zur Hälfte von der Tube umfasst, das rechte nicht mehr.

d. 12 Tage 2 Stunden 1·2 Min. p. c. war das rechte ovulirt habende Ovarium noch von der Tube umfasst, das linke nicht mehr.

e. 13 Tage 14 Stunden p. c. hatten die Tuben beide mit gelben Körpern versehene Eierstöcke nicht mehr vollständig umfasst.

f. 14 Tage $^1/_4$ Stunde p. c. Beide Ovarien wiesen gelbe Körper auf, das rechte war noch zu drei Viertheilen von der Tube umfasst, das linke frei.

Ueber 14 Tage p. c. hinaus fand ich niemals mehr die Ovarien von den Tuben umfasst. Selbstverständlich werden sich manche Schwankungen in diesen Verhältnissen constatiren lassen. In den angeführten Fällen hatte ich selbst die Schafe mit allen Cautelen geöffnet und die Ovarien behutsam aufgesucht, da die Tuben beim unvorsichtigen Wegräumen der Gedärme sich leicht von den Ovarien abziehen lassen. —

[1] A. a. O. S. 182.

Betreffs des directen Absatzes des Samens in den Uterus oder der bis zu seinem Eindringen in denselben verstreichenden Zeit gibt Haller[1] an, dass er 45 Stunden p. c. Samen im Uterus eines Schafes gefunden habe, da aber dessen mikroskopische Untersuchung nicht ausdrücklich betont wird, ist diese Angabe wegen möglicher Verwechslung mit Uterinmilch von zweifelhaftem Werthe.

Hausmann[2] konnte 1 Stunde p. c. weder in der Scheide, noch im Cervicalcanal, noch im Tragsacke Samen finden. „Es waren die Samenfäden wahrscheinlich schon abgestorben, denn vermuthlich sind sie von ebenso weicher Natur wie das Schaf selbst", calculirt Hausmann naiver Weise.

So viel ich sah wird das Sperma wenigstens zum grössten Theil direct in den Cervix uteri abgesetzt. Dass man auch Spermafäden in der Scheide finden kann, ist begreiflich, da ja beim Ausziehen der Ruthe solche in die Scheide gebracht werden können.

Auf dem Eierstock fand ich niemals Samenfäden, wohl aber im Eileiter 1 Tag $7^1/_2$ Stunde p. c., dergleichen eine grosse Menge derselben im Schleime des Cervicalcanals und im Cavum uteri vermischt mit den geformten Bestandtheilen der Uterinmilch, namentlich neben vielen Uterinstäbchen. In einem anderen Falle 2 Tage $4^1/_2$ Stunde p. c. waren von den massenhaft im Uterinschleim vorhandenen Samenfäden nur noch einzelne beweglich. Nach dieser Zeit — 2 Tage 5 Stunden; 4 Tage; 8 Tage; 10 Tage; 12 Tage — fand ich nie mehr Samenfäden weder in der Scheide, noch im Cervicalcanal, noch im Uterus, noch in den Eileitern, sie scheinen demnach in der That beim Schafe rasch aufgelöst zu werden.

Da ich bei in gleichen Zeitintervallen nach dem Sprung untersuchten Eiern sehr häufig nicht unbeträchtliche Differenzen in der Entwickelung beobachtete, die abgesehen von möglichen Schwankungen in der Zeit des Eiaustrittes nach der Copulation vielleicht von einem längeren Weg durch den Eileiter, in welchem die Ernährungsverhältnisse etwas anders gelagert sein können, als im Uterus, abhängen, habe ich die Längen der Eileiter untereinander verglichen, um dabei auch zu sehen, ob sich eine bestimmte Zeit für die Passage des Eies durch den Eileiter normiren liesse.

In 20 Fällen waren die Eileiter nie gleich lang und schwankten von der Tubaröffnung zum Isthmus gemessen zwischen 21.3^{cm} grösster und 13^{cm} geringster Länge. Auch die beiden Eileiter eines und desselben Individuums sind nie ganz gleich lang. Man findet 2^{mm} Minimal- und 4^{cm} Maximaldifferenz.

Zwölfmal war der linke Eileiter länger als der rechte, achtmal der

[1] Haller, *Elementa physiologiae.* VIII. p. 22.

[2] A. a. O. S. 50.

rechte kürzer als der linke, in keinem Falle waren beide gleichlang. Natürlich wurden alle Eileiter freipräparirt gemessen.

Es erhellt aus diesen Notizen, dass alle Angaben über die Zeit, welche das Ei zur Passage durch den Eileiter braucht, wegen der oft nicht unbeträchtlichen Schwankungen in der Länge dieser letzteren nur approximativen Werth haben können.

Es werden zwei eben in den Uterus eintretende Eier ziemliche Differenzen in der Entwickelung aufweisen können, je nach der Längendifferenz der Eileiter, die sie zu passiren hatten. Damit soll selbstverständlich nicht geläugnet werden, dass noch andere Factoren von wesentlichem Einfluss auf die raschere oder langsamere Furchung und Keimblasenbildung mit von Einfluss sein können, den Ort der Befruchtung als gleich vorarsgesetzt.

Zur Untersuchung der Reifungsvorgänge, welche das Ei zur eventuellen Befruchtung vorbereiten, fand ich das Ei des Schafes sehr wenig geeignet. Es macht sich neben der Unsicherheit das kleine Ei jedesmal aus dem verhältnissmässig grossen und mit viel Liquor erfüllten Follikel zu erhalten, noch die grosse Undurchsichtigkeit der Eier durch viel Fett hinderd geltend. Es wird sich in dieser Richtung an den zum Theil sehr fetttröpfchenreichen Eiern unserer grösseren Haussäugethiere wohl überhaupt wenig nutzbringend arbeiten lassen. Dazu verlangt dann auch der Kostenpunkt Berücksichtigung.

Ich habe 120 Eier aus Follikeln von allen Grössen und allen Perioden des Geschlechtslebens und Alters frisch untersucht aber nie aus Masse oder Anordnung des beim Schafe meist sehr reichlichen Nahrungsdotters (Fett und Nebendotterelemente) Anhaltspunkte über bestimmte Reifungszustände erhalten können. Masse und Anordnung des Nahrungsdotters zeigten vielmehr selbst bei Eiern, die — soweit dies überhaupt im Ovarium möglich ist — durch die Grösse ihrer Follikel, die Wandständigkeit ihres Keimbläschens und die Jahreszeit, in welcher sie untersucht wurden, als auf gleicher Entwickelung stehend, der vollen Reife nahe zu betrachten waren, so mannigfache Schwankungen, dass ich ausser Stande war etwas Gesetzmässiges zu finden.

Der hauptsächlich aus Fetttröpfchen bestehende Nahrungsdotter ist bald diffus, bald in kleinen, dem Eie ein fleckiges Ansehen verleihenden Tröpfchengruppen im Hauptdotter vertheilt. Mehrmals fand ich auch Eier mit einer dunklen gürtelförmigen Zone, die aber wegen des in diesem Falle stets auffallend spärlichen Nahrungsdotters nur durch grössere Dichtigkeit des Bildungsdotters bedingt zu sein schien. Auch ovale Eier sind nicht selten. Das einzige constante Zeichen naher Reife war die auch von anderen Untersuchern schon vielfach betonte, dicht an die Oberfläche gerückte Stellung des Keimbläschens.

Die Zellen der dem Ei anhaftenden Granulosa waren in einzelnen Fällen spindelförmig, in anderen nicht.

Das nach Ansicht van Beneden's, Hensen's u. A. und auch meiner Meinung nach sicherste Kennzeichen der Reife, ein oder mehrere ausgestossene Richtungskörperchen in einem unbefruchteten Schafeie zu finden, war ich nicht so glücklich. Versuchsthiere mit genau bestimmtem Brunsteintritt habe ich diesem Zwecke freilich auch nicht geopfert.

Was die Grössenverhältnisse der einzelnen Eitheile anlangt, so fand ich sie wenigstens an Eiern, die 2—8mm im Durchmesser messenden Follikeln entstammten, im Ganzen nur sehr geringen Schwankungen unterworfen. Zahlreiche Messungen gaben folgende Maximal- und Minimalwerthe:

Opt. Querschnitt d. ganzen Eies	Dotter	Prochorion	Keimbläschen	Keimfleck
120—136 μ	104—120 μ	8—12 μ	28—33 μ	4—6 μ

Sämmtlich frisch, ohne Druck in Follikelflüssigkeit gemessen.

Ich habe mich seiner Zeit[1] schon bei der Kritik des mehrfach beobachteten Vorkommens von Leucocyten im Eie oder in den Höhlungen der Follikel dahin ausgesprochen, dass es sich, abgesehen von den Fällen, wo eine zweifellose, unter Betheiligung von Leucocyten stattfindende Rückbildung von Follikeln und Eiern vorliegt, um Ernährungsvorgänge handeln dürfte, bei welchen die zerfallenden Leucocyten dem Ei, wie Rauber[2] zuerst aussprach, direct oder indirect, im letzteren Falle dem Liquor folliculi beigemischt, zum Futter dienten. Die weitere Verfolgung dieser Frage schien mir nebenbei auch die beste Gelegenheit zu bieten, die Berechtigung der His'schen Hypothese über den Ursprung des Parablastes am Säugerei zu studiren, das ja wegen seiner geringen Grösse viel leichter zu durchforschen ist, als die grossen meroblastischen Wirbelthiereier.

Eine solche Untersuchung hat aber zu berücksichtigen, einmal ob die zur Durchmusterung verwandten Ovarien geschlechtsreifen oder noch jungen Thieren angehören, ob sie ihnen zur Zeit der Involution oder Evolution der Eierstöcke entnommen wurden und ob die Thiere auch als völlig gesund zu betrachten seien.

a. Zur Erhärtung der von Wagener,[3] v. Brunn[4] und Schulin[5]

---

[1] Bonnet, *Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht* u. s. w. S. 15.

[2] A. Rauber, *Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen*. Leipzig 1879.

[3] Wagener, Bemerkungen über den Eierstock und die gelben Körper. *Dies Archiv*, 1879. S. 175 ff.

[4] Zur Kenntniss der physiologischen Rückbildung der Eierstockseier bei Säugethieren. *Göttinger gelehrte Anzeigen*. 1880. S. 155 ff.

[5] Schulin, Zur Morphologie des Ovariums. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Big. S. 442 ff.

geschilderten Rückbildungsvorgänge an Follikeln und Eiern unter hervorragender Betheiligung von Leucocyten untersuchte ich zunächst das Hundeovarium einer 1jährigen, an einer subacuten Krankheit (Staupe) eingegangenen Newfoundländerhündin. Ich fand auf 24 Schnitten unter 441 untersuchten Eiern[1] nur 37 intacte. Alle übrigen zeigten die von den oben angezogenen Autoren geschilderten Rückbildungsstadien. Nur zwei Mal fand ich in intacten ein ruhendes Kernnetz aufweisenden Eiern von völlig normalem Aussehen vereinzelte Kerne peripher im Dotter gelegen, die sich in Hömatoxylin ebenso schön blau färbten, wie die Kerne der gleichfalls normalen, dem Ei aufsitzenden Granulosazellen. Ein ihnen zugehöriger Protoplasmamantel war selbst mit den stärksten Vergrösserungen nicht zu erkennen. Die Follikel wiesen bereits eine sichelförmige Höhle auf.

Ob eingewanderte Granulosazellen oder Leucocyten, als welch letztere ich die sich in vielen Farbstoffen intensiver färbenden stern- und spindelförmigen Formen zwischen dem Granulosaepithel auffasse, die zerstörende Rolle spielen, vermochte ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Ich konnte nur nachweisen, dass die in Massen innerhalb der gefalteten Zona liegenden rundlichen Zellen weder eosinophile Reaction gaben, noch sich als Mastzellen entpuppten. Häufig gehen sie, wie man aus der Auflösung ihres Zellenkörpers sehen kann, nachträglich selbst zu Grunde, aber auch die von v. Brunn geschilderten, auf eine Umwandlung in Bindegewebszellen deutende Spindel- und Sternform der immigrirten Zellen sah ich häufig genug.

b) Ein anderes Bild ergab das von einer an Darminvagination acut verstorbenen 1jährigen Dachshündin stammende Ovarium. Das Fehlen jeder Spur eines gelben Körpers zeigte, dass dieselbe noch nie ovulirt hatte. Auf 48 Schnitten (40 Quer-, 8 Längsschnitte) fanden sich von 167 untersuchten Eiern mit bereits geschichteter Granulosa in 26 völlig intacten mit normalem Keimbläschen und normaler Granulosa Kerne, drei Mal sogar zu je zweien in einem Ei. Dieselben waren zum Theil scharf contourirt, theils mehr blass und verwischt und maassen 4—6 μ. Nach Eiern, die durch die Einwanderung intacter Leucocyten als zu Grundegehende zu bezeichnen sind, musste man suchen. Ich habe ihre Menge nicht notirt, sondern nur verzeichnet, dass sie ausserordentlich spärlich vorhanden waren.

Sehr gern hätte ich noch ein Ovarium einer brünstigen oder der Brunst entgegengehenden Hündin untersucht, konnte aber das geeignete Material nicht erlangen. Ich wandte mich daher zu Kanincheneierstöcken, bei denen die kurz nach der Geburt wieder eintretende Brunst eine genauere Bestimmung der Evolutionsperiode zulässt, deren Befund mit der

[1] Es handelt sich hier nur um Eier mit bereits geschichteter Granulosa bis zu solchen, die in gut entwickelten Follikelhöhlen lagen.

in den Anfang, vielleicht sogar bis gegen das letzte Viertheil der Trächtigkeit fallenden Involutionsperiode verglichen, schärfere Resultate zu geben versprach.

c) Ovarien von einem Kaninchen mit 1 cm langen Embryonen. Auf 50 Schnitten fand ich 3 zu Grunde gehende Eier unter 105 bei der Untersuchung berücksichtigten, 3 Mal fanden sich die Kerngebilde neben dem intacten Keimbläschen.

d) In 50 Schnitten durch Ovarien eines Kaninchens mit 10 cm langen Embryonen fanden sich von 77 bereits in entwickelteren Follikeln liegenden Eiern 5 Mal deutliche Kerne, die sich in Haematoxylin scharf blau färbten. Einmal lagen sie sogar zu 5 in einem Schnitt im Dotter unregelmässig vertheilt um das Keimbläschen herum. Sie waren zum Theil scharf contourirt, zum Theil mehr verwischt und maassen 5—7 μ. Das Keimbläschen zeigte ein ruhendes Kernnetz. Das Prochorion war in diesem Falle von sehr schönen feinen theils mit einander anastomosirenden, theils gerade zum Dotter verlaufenden und dickeren Fortsätzen der Granulosazellen durchsetzt. An einer Stelle schien es, als ob eine ganze Zelle mit Kern durch's Prochorion in den Dotter hereinrücke.

Alle Eierstöcke waren lebenswarm in $^1/_3$ procentiger Chromsäure, Kleinenberg'scher Picrinsäure oder Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und entweder mit Haematoxylin und Eosin oder nur Haematoxylin oder Fuchsin gefärbt worden.

Fasst man die Resultate zusammen, so ergiebt sich: 1) es gehen beim kranken Thier mehr Eier zu Grunde als beim gesunden, es findet sich aber eine geringe Menge zu Grunde gehender Eier auch als physiologischer Vorgang, namentlich beim Hunde und wie ich hinzufügen kann auch beim Schafe. Der Process des Einwanderns der wahrscheinlich zu den Leucocyten zu rechnenden Zellen lässt sich in allen Stadien bis zur völligen Aufzehrung oder Verkalkung des Dotters und zum zu Grundegehen der immigrirten Zellen in dem collabirten, oft rostfarbige Farbstoffschollen bergenden Prochorion verfolgen. In einzelnen Fällen findet eine Bindegewebsumwandlung der immigrirten Zellen statt.

2) Hiervon zu unterscheiden ist ein anderer Process, der sich in der Anwesenheit von intacten oder mehr oder weniger verwaschenen Kernen — oft sieht man wirkliche Kernkörperchen deutlich — ohne scharf abgegrenzten Zellenleib im völlig intacten Dotter ausspricht. Auch am Follikel sind in solchen Fällen keine pathologischen Veränderungen, wie Auflockerung der Granulusa und fettiger Zerfall derselben, die im ersteren Falle nie fehlen, nachzuweisen.

Das Vorkommen einschlägiger Bilder ist kein sehr seltenes; es trifft
bei b) auf 167 Eier 20 mal, somit auf 8.7 Eier 1 mal,
bei c) „ 105 „ 3 „ „ „ 35 „ 1 „
bei d) „ 77 „ 5 „ „ „ 15.2 „ 1 „
a) habe ich als pathologisch hier nicht mit berücksichtigt.

Hr. Prof. Kupffer, dem ich meine Praeparate zeigte, legte mir freundlichst ein Ei von einem Kaninchen vor, in welchem au niveau des Keimbläschens vier ovale Kerne mit Kernkörperchen auf's Deutlichste zu sehen waren. Wie ist nun dieses Vorkommen von theils intacten, theils etwas verwaschenen Kernen in ganz normalen Eiern neben dem Keimbläschen zu erklären? Dass von Kunstproducten nicht die Rede sein kann, ergiebt sich daraus, dass bei völlig gleichartiger Behandlung nur die entwickelteren Eier solche Kerne im Dotter zeigen, während ich sie bei den ebenfalls eingehend berücksichtigten Primitiveiern nie fand.

Es wirft sich also zunächst die Frage auf: Sind diese Kerne in den Eiern entstanden oder von aussen hineingerathen? So lange sich der Process nicht direct beobachten lässt, wird man hierüber verschiedener Meinung sein können. Ich für meine Person möchte zunächst weniger an ein Entstehen derselben im Eidotter im Sinne freier Kernbildung denken, da fast alle Fälle, die für eine solche beweisend erscheinen, theils widerlegt sind, theils andere Deutungen zulassen. Freilich gebe ich gerne zu, dass die Acten über diesen Punkt nichts weniger als geschlossen zu betrachten sein dürften. Eine freie Kern- und Zellbildung bleibt ja in letzter Instanz, soweit man die Bildung der ersten Zellen im Auge hat, immer noch ein theoretisches Postulat. Ich möchte eher die Kerne als eingewanderten Zellen zugehörig ansehen, welche dem normalen Ei als Futter dienen, wofür auch ihre oft verwaschenen Contouren, die auf eine Auflösung hinweisen, sprechen. Dass Zellen in den Eidotter einwandern können, ist durch die von Anderen und mir an zu Grunde gehenden Eiern gefundenen Bilder zweifellos erwiesen. Zweifelhaft bleibt nur die Natur dieser Zellen. Vielleicht sind sie mit den das Ei aufzehrenden Wanderzellen identisch, und es hängt nur, wie ich mich schon einmal ausdrückte, von der Lebensfähigkeit beider Zellformen ab, wer frisst oder gefressen wird.

Die Unzahl von Wanderzellen, welche man zwischen den Granulosazellen sowohl als in der Umgebung der Gefässe bei geeigneter Behandlung findet, spricht weiter für diese Anschauung, um so mehr als sich nachweisen lässt, dass bei der Bildung der eben auftretenden Follikelhöhle und des spärlichen Liquor eine bedeutende Menge von zerfallenden Zellen betheiligt ist. Man kann theils intacte rundliche, theils in Auflösung begriffene Zellen, mit allen Formen des Kernzerfalls an der Grenze der auftretenden Höhle im

Liquor constatiren, und es bleibt hier ebenfalls nur fraglich, ob man sie der Granulosa zurechnen oder als Leucocyten deuten will. Eine indirecte Betheiligung an der Ernährung des Eies dürfte ihnen in beiden Fällen zukommen.

Die Antwort auf die oben gestellte Frage mag aber ausfallen wie sie will — die Thatsache, dass man in vielen völlig gesunden Eiern Kerne neben dem Keimbläschen findet, ist unschwer zu constatiren und verdient sicher von verschiedenen Gesichtspunkten aus ein gewisses Interesse.

Einen Anhaltspunkt für die His'sche Parablasthypothese betreffs Abstammung des Parablasts von immigrirten Zellen konnte ich nicht gewinnen, da, wie erwähnt, stets das Zugrundegehen des Eies oder der immigrirten Zellen nachgewiesen werden konnte.

Ich machte diesen Excurs auf Hund und Kaninchen auch noch aus einem anderen Grunde. Ich fand nämlich in den Eiern des Schafes ausser den erwähnten Kernen noch kernartige Gebilde und zwar in viel grösserer Verbreitung wie die ersteren. Sie fehlen kaum in irgend einem in entwickelterem Follikel liegenden Ei. Ich habe sie sowohl bei ganz jungen Lämmern als bei älteren Schafen getroffen, und zwar in Form von meist völlig kreisrunden homogenen glänzenden, scharf contourirten, zwei bis sechs μ grossen Gebilden, die sich in Osmium leicht grau, in Boraxcarmin und Alauncarmin nur schwach, in Hämatoxylin gar nicht, in Eosin und Fuchsin bald schwach, bald intensiv färben. Sie haben mit Kernen nichts zu thun, liegen oft bis zu 25 in einem Eiquerschnitt und zu ca. 100—150 in einem Ei regellos im Dotter neben dem normalen Keimbläschen vertheilt. Mitunter sind sie von einem zarten hellen Hof umgeben, zum Fadenwerk des Eileibes stehen sie nicht in nachweisbarer Beziehung. Sie haben auf den ersten Blick eine gewisse optische Aehnlichkeit mit den kernartigen Gebilden in den weissen Dotterkugeln des Hühnereies. Die Eier, in welchen sich diese Gebilde fanden, sind als völlig gesund zu erklären, desgleichen der Follikel, welcher sie beherbergt. In Primitiveiern finde ich sie nicht. Sie scheinen ursprünglich klein, allmählich bis zu der oben erwähnten Grösse heranzuwachsen. Ueber ihre chemische Beschaffenheit kam ich nicht in's Klare, sicher sind sie kein Fett. Ich fasse sie als Nebendotterelemente auf. In den Eiern keines anderen Haussäugethieres habe ich solche Körper bisher nachweisen können (s. Fig. 1).

Ich habe diese Befunde auch aus dem Grunde eingehender geschildert, weil die Existenz von Kernen und kernähnlichen Gebilden im Dotter auch in Bezug auf den sogenannten Dotterkern der Ovarialeier von Säugern und seine Bedeutung nicht ohne Interesse sein dürfte.[1] Ein Urtheil über die

[1] G. Rein, Beiträge zur Kenntniss der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugerei. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXIII. S. 233.

Identität von Rein's „Dotterkern" mit meinen „Kernen" kann ich mir selbstverständlich um so weniger erlauben, als er und Waldeyer an dem ersteren lebenden Ei amoboide Bewegungen beobachteten, während meine Befunde wohl zum grössten Theile frischen oder lebenswarm gehärteten, nie aber noch lebenden Eiern entstammen.

Ueber die Veränderungen, welche das Ei nach seinem Austritt aus dem Follikel erleidet, liegt nur von v. Bischoff[1] die schon oben citirte Notiz vor. Derselbe fand 24 Stunden nach Eintritt der ersten Brunsterscheinungen — ohne stattgehabte Begattung — das Eichen $11^1/_4$ mm vom Tubareingang im Eileiter auf. Dies Ei hatte noch das Aussehen eines Eierstockseies. Sein Prochorion war noch von den Zellen des Discus umgeben. Es maass mit denselben $^{11}/_{60}$ mm. Der feinkörnige, wenig dunkle Dotter füllte das Innere des Prochorions völlig aus. Nach Entfernung des Discus maass das Ei in dem Prochorion $^7/_{60}$ mm, das Prochorion war $^1/_{59}$ mm dick. Ein Keimbläschen war nicht zu sehen, dagegen zeigte sich zwischen Dotter und Prochorion nach längerer Aufbewahrung des Eies in wässerigem, mit etwas Kochsalz versetztem Eiweiss ein kleines, das Licht sehr stark brechendes, etwas gelblich schimmerndes Bläschen oder Körnchen von $^1/_{77}$ mm zweifellos ein sogenanntes Richtungskörperchen. Ausserdem bot der Dotter, nachdem er sich vom Prochorion getrennt hatte, das täuschende Aussehen einer besonderen Dotterhaut dar, wie eine solche namentlich von Bruns für das Ei des Schafes behauptet worden war. v. Bischoff leugnet jedoch ihre Existenz und nach meiner freilich nur an Eierstockseiern gewonnenen Erfahrung mit Recht.

Auch v. Bär sah das Ei des Schafes vor dem Ende des ersten Tages nach der Begattung im Eileiter, macht aber leider keine detailirteren Angaben. Die sonstigen in der Literatur niedergelegten Angaben von Kuhlemann und Hausmann sind unbrauchbar.

II. Entwickelungsgeschichte.

Vom Keimblasenstadium bis zum Amnionverschluss.

Meine Hoffnung, ein in der Befruchtung oder Furchung befindliches Ei im Eileiter zu finden, habe ich leider nicht erfüllt gesehen. Die Schwierigkeiten, ein solches zu erlangen, sind beim Schafe wegen der Dicke der Eileiterwandung, die ein Aufsuchen des Eies im frei praeparirten uneröffneten Eileiter verbietet, wegen der Tiefe seiner Schleimhautfalten, welche eine Ausspülung des Eies durch Ausspritzen hindern, sowie wegen der bedeutenden

[1] Bischoff, *Beweis* u. s. w. S. 27.

Länge des Eileiters, die Schnittserien von enormer Zahl ergeben würde, sehr bedeutend. Auch das Abschaben und Durchmustern des geöffneten Eileiters nach Bischoff's Manier oder das Ausstreifen kleiner abgeschnittener Eileiterstücke führten nicht zum gewünschten Ziel. Ich habe neun Schafe und viel Zeit vergeblich geopfert und wünsche eventuellen Nachuntersuchern meine Geduld und — mehr Glück.

Meine positiven Resultate beginnen erst mit dem zwölften Tage nach der Begattung. Ehe ich zu ihrer Darlegung übergehe, will ich kurz die von mir als erfolgreich erprobte Technik angeben, da von einer solchen alles abhängt.

Der Uterus wurde fast regelmässig, um den Inhalt nicht zu insultiren, an dem beim Schaf ja sehr langen und knorpelharten Cervicalcanal gefasst und hier mit einem Scheerenschlag abgetragen; dann werden die breiten Mutterbänder durchtrennt und der mit den Eierstöcken entfernte Uterus äusserlich untersucht. Hierauf lasse ich durch einen Assistenten die Uterushörner fixiren und trage rasch mit einer gekrümmten Scheere die breiten Mutterbänder an ihrer Anheftungsstelle im Zusammenhang mit der Muscularis bis auf die Schleimhaut ab, was bei einiger Uebung leicht gelingt, trotzdem die Schleimhaut meist sofort hernienartig vorquillt. Ich beginne am Corpus uteri und entferne die Muskelwand bis zum Eileiteristhmus an beiden Hörnern. Nun wird der Uterus in eine grosse gläserne Praeparirwanne mit Wachsboden unter der bereits eingegossenen Untersuchungsflüssigkeit (0·75 procentige häufig auf 38°C. erwärmte Kochsalzlösung, Kleinenberg'sche Picrinschwefelsäure oder Altmann'sche Salpetersäurelösung von 3—5 Procent) mit Nadeln so festgespiesst, dass selbe nur am Rande der abgetragenen Muscularis die Muskelwand des Uterus durchstechen. Hierauf beginne ich an der Spitze des trächtigen Hornes mit zwei spitzen gut schliessenden Pincetten die Schleimhaut vorsichtig einzureissen und achte darauf, dass sofort auch die Praeparirflüssigkeit gehörig in die Uterushöhle einströmt. Spannt man die angerissene Schleimhaut mit den Pincetten gut an, so gleichen sich die zahlreichen Schleimhautfalten ziemlich aus, und man kann dann entweder mit der Lupe oder mit blossem Auge die ganze Uterinhöhle ziemlich gut durchmustern. Ist das Ei noch klein, ca. 2^{mm} im Durchmesser, so sieht man es meist in einer Schleimhautfalte stecken oder sich bei sanftem Schütteln in der Flüssigkeit schwimmend abheben. Ist es grösser, ohne noch das ganze befruchtete Horn auszufüllen, so ist es leicht zu finden und zu entfernen, wenn man es durch vorsichtiges Schütteln des Uterus zum Flottiren bringt. Etwas delicater wird diese Manipulation, wenn das Ei bereits bis in die Hornspitzen reicht. Man muss dann beim Eröffnen sehr vorsichtig verfahren und sobald als möglich durch sanftes Schütteln die Eizipfel zum Flottiren bringen, sonst reisst man sie mit an und läuft,

indem man, namentlich wenn das Ei schon einen etwas weiteren mit der Schleimhaut verklebten Schlauch darstellt, nach Anreissen seines Chorions im Inneren desselben weiter arbeitet, Gefahr, den Embryo zu zerstören, ehe man ihn noch zu Gesicht bekommen hat, denn er will wegen seiner Durchsichtigkeit wenigstens vor dem achtzehnten Tage oft recht sorgsam gesucht sein. Ist das ganze Ei frei praeparirt, so dass es in der Flüssigkeit schwimmt, so entferne ich den Uterus aus der Schale, untersuche das Ei äusserlich und suche zuerst möglichst bald des Embryos gewahr zu werden, der dann sofort mit je 1—3 cm der beiden zugehörigen Eischenkel ausgeschnitten und weiter praeparirt wird. Man läuft nämlich sonst Gefahr, ihn wieder zwischen den vielen Fältchen des Eies zu übersehen oder zu verletzen. Das ganze oft bis 50 cm lange Ei kann man dann entweder gleich in der Schale härten, oder mit einem grossen möglichst glatt polirten Löffel — es klebt an jeder Rauhigkeit — in andere Reagentien übertragen. Mittelst dieser Methode habe ich, nachdem ich einmal ein wenig Uebung hatte, mindestens $^3/_4$ sämmtlicher untersuchter Eier völlig intact entfernt. Das Aufschneiden des Uterus ist direct zu widerrathen. Man schneidet stets die Eier, wenigstens wenn sie einmal schlauchförmig sind, mit entzwei und übersieht die noch kleinen viel eher als mit der eben empfohlenen Methode. Vom ersten Monat ab, macht die Entfernung der Eier nur noch durch ihre Befestigung mittelst der Cotyledonen an den Uterincarunkeln einige doch kaum nennenswerthe Schwierigkeit.

Ich werde die Eier weder nach ihrem Alter noch nach ihrer Länge, sondern nach der Entwickelung des Embryos geordnet aufzählen, da selbst ganz gleichalterige Eier und Embryonen oft recht bedeutende Differenzen in der Entwickelung zeigen. Hierdurch wird es oft unglaublich schwer, das gerade gewünschte Entwickelungsstadium zu erhalten, und man hat mitunter recht empfindliche Lücken zu verzeichnen, indem man irgend ein interessantes Stadium in toto einschliesst und dasselbe dann vergeblich wieder zur Anfertigung von Serienschnitten sucht. Ich beschränke mich in den folgenden Zeilen einstweilen nur auf die Schilderung der am Schafei sich abspielenden Vorgänge, ohne Berücksichtigung vergleichend embryologischer Gesichtspunkte. Wer über die gegenwärtig brennenden embryologischen Fragen orientirt ist, wird leicht erkennen, inwieweit meine Resultate mit den im Augenblick vorliegenden Anschauungen und Theorien stimmen, inwieweit sie von denselben abweichen.

A. Rundliche aus zwei Keimschichten bestehende Keimblasen mit rundem zweischichtigem Embryonalschild (Embryonalfleck Kölliker, Keimscheibe Hensen, Fruchthof Balfour) von ca. $^1/_4$ mm Durchmesser.

I. Ei 13 Tage nach der Begattung. Fig. 2.

In der Mitte des rechten Hornes hebt sich aus dem unter 3 procent. Salpetersäurelösung eröffneten Uterus die frei in einer Schleimhautfalte steckende, zu einer flachen ovalen Scheibe mit vielfach gefältelter Oberfläche collabirte Keimblase ab.

Nach Härtung und Färbung in Hämotoxylin vor dem Einbetten gemessen, beträgt die

lange Axe der Keimblase . . . . 4 mm,
quere " " " . . . . 2 mm,
Durchmesser des runden Embryonalschildes . 240 μ.

Der Schild sitzt dem ovalen Ende der Keimblase näher, nicht ganz in der Mitte des grössten Querdurchmessers desselben, somit excentrisch. Derselbe ist von einer nicht unbeträchtlichen sich über ihn hinschlagenden Falte überdeckt, ein Verhalten, das in der Zeichnung im Interesse der Deutlichkeit nicht wiedergegeben werden konnte. Der Schild ist mässig über die Keimblasenfläche prominent, trübt sich in der Säure zu einem weissen Fleck und setzt sich nach Färbung scharf und gleichmässig blau gefärbt gegen die übrige mehr helle Keimblase ab. Die Kerne des Schildes stehen bei Flächenbetrachtung sehr dicht und sind nur von wenig Protoplasma umgeben.

Die Keimblase zeigt weiter stehende Kerne und ist wie sich an den optischen Querschnitten ihrer Falten erkennen lässt, schon durchweg doppelblätterig.

Von der durch diese Keimblase angefertigten Schnittserie gehen 16 Schnitte à 15 μ Dicke durch den Schild. Es fehlt kein Schnitt.

Fig. 3 giebt den 9. Schnitt bei starker Vergrösserung.

Die den Schild aufbauenden, zu zweien und dreien geschichteten Cylinderzellen des Epiblastes messen ca. 15 μ in der Höhen-, 10 μ in der Queraxe und bergen 8 μ lange ovoide Kerne. Zahlreiche Theilungsfiguren deuten auf energische Vermehrung. Die Dicke des Ectoblastes im Bereich des Schildes beträgt in maximo 34 μ. An seiner Peripherie setzt sich der Schild durch Abnahme seiner Schichtung und Reduction der Höhenaxe seiner Zellen rasch und scharf gegen den Ectoblast der übrigen Keimblase ab. Unter dem Schild und auf sämmtlichen Schnitten — mit Ausnahme des fünften, in welchem eine keiner der beiden Keimschichten mit Sicherheit zuweisbare Zelle ein Verkleben beider vermittelt — bildet der Entoblast eine scharf gesonderte Lage von flachen Zellen mit stark prominenten kugeligen oder ovalen Kernen. Letztere messen 13—15 μ, stehen im Bereich des Schildes dichter und gehören mehr cubischen Zellen an.

Im Bereich der Keimblase sind die Zellen des Ectoblastes niedrig, oft

mit überwiegendem Ausmaass des Querdurchmessers, durchschnittlich 10 bis 12 μ hoch und auch die Entoblastzellen zeigen spindelförmige, mit langen Ausläufen sich verbindende Querschnitte.

Die Keimblase ist, wie auch die Schnitte beweisen, durchweg doppelblätterig. Die Entoblastzellen bilden aber in einiger Entfernung vom Schild keine continuirliche Lage, sondern eine netzförmig durchbrochene Membran anastomosirender Zellen von 15—24 μ Länge.

Die im Bereich des Schildes auffallende, durch gedrängt stehende und mehr rundlichen Zellen zugehörige Kerne bedingte Entoblastverdickung erhält sich von nun ab, wenn auch in etwas wechselnder Schärfe und Ausdehnung, bis die Zellen derselben zur bleibenden Epithelbekleidung des geschlossenen Darmes verwendet werden, und setzt sich immer ziemlich scharf gegen den durchweg aus flachen Zellen sich aufbauenden Entoblast der Keimblase bez. des Dottersackes ab. Ich schlage vor, die beiden Entoblastregionen als Darmentoblast und Keimblasen-, bez. Dottersackentoblast zu unterscheiden.

II. Ei 12 Tage 2 Stunden und 12 Minuten nach der Begattung. Fig. 4.

Vier Centimeter von der Eileitermündung entfernt steckt im linken Horne die ebenfalls vielfach gefaltete und zu einer rundlichen Scheibe collabirte Keimblase. Auch ihr Schild trübt sich rasch in der als Praeparations- und Härtungsflüssigkeit benützten Kleinenberg'schen Picrinsäurelösung, in welche sich die Keimblase abschütteln liess.

Maasse vor dem Färben:

Querdurchmesser der Keimblase knapp . . .	2 mm,
Höhendurchmesser „ „	2 mm,
Durchmesser des runden Schildes	280 μ,
Höhenaxe „ „ „	200 μ.

Dieser Schild sitzt fast halbkugelig prominent der Kante der Keimblase auf. Nach Hämatoxylinfärbung verhält er sich wie der vorige. Auch diese Keimblase ist total doppelblätterig. Die Zellen des Entoblastes sind in der Umgebung des Schildes dichter gestellt als in weiterer Entfernung von ihm. Der ausgeschnittene Schild wurde in toto aufgehoben.

B. Zweischichtige längliche Keimblasen mit zweischichtigem rundem Embryonalschild von ca. 1/2 mm Durchmesser.

III. Ei zwischen dem 12.—13. Tag nach der Begattung. Fig. 5.

Dieser Uterus wurde unter einer auf 38° C. erwärmten 0·75 procentigen Kochsalzlösung eröffnet, wobei sich aus dem ovarialwärts gelegenen Drit-

theil des linken Hornes die schon länglich schlauchförmig gewordene Keimblase bei sanftem Schütteln abhob.

Maasse frisch:

Lange Axe der Keimblase	9 mm,
Quere „ „ „	1·5 mm,
Querachse des Schildes	560 μ,
Höhenaxe „ „	280 μ.

Wie man sieht, hat der abermals stark convexe Schild an Ausdehnung zugenommen. Derselbe sitzt dieses Mal genau zur Keimblase centrirt und ist noch völlig kreisrund. Er hebt sich stark durchscheinend wie eine uhrglasförmige Ausbuchtung von der durch reichliche Fetttröpfchen der Uterinmilch infiltrirten trüben Keimblase ab. Auf letzterer fallen zahlreiche Uterinstäbchen auf.[1] Nach Härtung in Picrinschwefelsäure trübt sich der Schild rasch und bildet einen undurchsichtigen Fleck. Die durch längeres Liegen in der Kochsalzlösung prall gewordene Keimblase behält ihre Prallheit auch in Picrinsäure bei. Nach Färbung in Alaucarmin ergaben sich die schon sub I. geschilderten Verhältnisse ohne weitere Neuheiten.

An keiner der drei geschilderten Keimblasen liess sich weder in toto, noch nach dem Schneiden eine Spur eines Prochorions mehr nachweisen.

Keimblasen dieses Alters liegen also schon nackt und nicht, wie Coste[2] wollte, noch von der „Dotterhaut“ (Prochorion) umschlossen im Cavum uteri. Sie haben auch schon alle einen deutlichen Embryonalschild, der sich also nicht erst am 15. Tage, wie Coste fälschlich angiebt, anlegt.

Für die Existenz einer Rauber'schen Deckschichte fand ich an keinem der geschilderten Eier weder bei Flächenbetrachtung noch auf Schnittserien zweifellose Anhaltspunkte, selbstverständlich soll damit die Möglichkeit ihrer früheren Existenz nicht bestritten werden.

C. Dreischichtige schlauchförmige Keimblasen mit dreischichtigem ovalem Embryonalschild von ca. $^1/_2$ mm Länge und beginnender Primitivstreifenbildung.

Vom 13. mitunter schon vom 12. Tage ab wächst das Ei des Schafes in einer geradezu frappanten Weise in die Länge. Man kann zwischen dem 12. und 14. Tage nach der Begattung sowohl Keimblasen von einigen

[1] Ich werde in vorliegender Schilderung nur wo es unumgänglich nöthig ist Rücksicht auf die durch die geformten Bestandtheile der Uterinmilch bedingten Veränderungen der Eioberfläche nehmen, da ich letztere schon abgehandelt habe.

[2] Coste, *Embryogénie comparée.*

Millimetern bis zu 40 ja 50 Centimetern Länge finden. Dabei nimmt der Dickendurchmesser des Eies eher ab als zu, indem derselbe 1—2 mm beträgt.

Nur an der Stelle, wo der Embryonalschild sich findet, fällt häufig eine leicht spindelförmige Verdickung an den ausserordentlich langen Eiern auf, die aber nie mehr als höchstens 2 mm beträgt. Die Enden des Eies sind meist leicht kolbig erweitert und ebenso gefaltet wie das ganze Ei, welches sich in jede der massenhaften Schleimhautfältchen des Uterus einstülpt. Die Eier liegen aber bis zum 15. Tage in der Regel noch völlig frei und beginnen erst von da ab und zwar zuerst mit den Carunkeln zu verkleben und an Dicke zunehmen.

Die Eioberfläche ist durch die nun ziemlich reichliche Uterinmilch mit Ausnahme des durchsichtigen Schildes getrübt. Sie sieht oft aus, als ob man das Ei in der That in Milch getaucht hätte. Von einer Ernährungsflüssigkeit in der Höhle des Eies (Furchungshöhle) sind höchstens Spuren in Form von flockigen durch die Härtungsflüssigkeiten bedingten Niederschlägen vorhanden. Dagegen ist der Ectoblast hauptsächlich mit Aufnahme und Verarbeitung der dem Ei als Nahrung dienenden Uterinmilch betraut.

Nach meinen an ca. 20 Eiern aus dieser Periode angestellten Berechnungen wächst das Ei vom 13.—15. Tage durchschnittlich über mindestens 1 cm in der Stunde, und man müsste dasselbe mit blossem Auge an der Hand eines Maassstabes bequem wachsen sehen können.

v. Bär, mit diesem auffallenden plötzlichen Längenwachsthum der Eier bekannt, suchte sich dasselbe als eine Art passiven Ausgesponnenwerdens des mit den Uterincarunkeln verklebten Eies in Folge stetiger Bewegungungen des Uterus zu erklären. Dass sowohl der gravide wie der nicht gravide Uterus in der That continuirliche Bewegungen ausführt, haben wir jüngst durch Frommel[1] erfahren. Dass aber die Eier auf diese Weise ausgesponnen werden könnten, erscheint unmöglich, da sie ja noch frei im Uterus liegen und ausserdem sehr häufig S-förmige oft mehrere Centimeter lange Schlingen um eine oder mehrere Uterincarunkeln bilden, oder, wie ich mitunter sah, sackartige Divertikel, namentlich gegen das eigentliche Cavum uteri und den Cervicalcanal zu zeigen. Alles das zusammengenommen mit den ausserordentlich zahlreichen Kerntheilungsfiguren auf der ganzen Eioberfläche beweist, dass es sich nicht um eine für unsere jetzigen Begriffe von vorneherein recht unwahrscheinliche passive Dehnung, sondern um actives Wachsthum, um ein energisches Ausnützen von Raum (Uterinhöhle) und Nährmaterial (Uterinmilch) handelt. Dem wachsenden Ei der Indeciduaten wird keine hemmende Schranke weder durch die Fortexistenz des Prochorions noch durch die dasselbe einkapselnde, von

[1] R. Frommel, Ueber die Bewegungen des Uterus. Habilitationsschrift. *Zeitschrift für Gynaekologie und Geburtshülfe.* 1882. Bd. VIII.

der wuchernden Uterinschleimhaut gebildete Hülle gesetzt wie dem der Deciduaten, und es wächst daher bei reichlicher Ernährung einfach hin, wo es Platz findet.

Die Vertheilung der Kerntheilungsfiguren müsste eine Uebersicht über allenfalls vorhandene, besonders energische Wachsthumsregionen erlauben.

Solche sind aber nicht vorhanden, auch nicht an den Eizipfeln, wie ich ursprünglich glaubte; man findet die Kerntheilungsbilder vielmehr regellos über die ganze Eioberfläche vertheilt.

Am 14. Tage ist das Ei stets in das nicht trächtige Horn hinübergewachsen, vom 15. Tage ab sogar von einer Hornspitze in die andere. Der Embryo bleibt — eine ursprüngliche Ueberwanderung des Eies ausgeschlossen — stets in dem dem ovulirenden Ovarium zugehörigen Horne liegen, rückt aber allmählich in die eigentliche Uterinhöhle herab.

Nur bei Anwesenheit von zwei Eiern ordnen sich die Früchte so, dass in jedem Horne eine derselben liegt, und zwar auch dann, wenn sie einem und demselben Ovarium entstammen. Für die Ursachen dieses Verhaltens konnte ich keine Anhaltspunkte finden.

Coste[1] giebt in seinem vielfach schon citirten Werke Abbildungen von verschieden alten Eiern des Schafes. Seine völlig glatten, wurstartig prallen und durchweg im Verhältniss zur Entwickelung der zugehörigen Embryonen viel zu kurzen Eier entsprechen aber dem thatsächlichen Befunde so wenig, dass ich bezweifeln muss, ob Coste je ein unverletztes ganzes Ei dem Uterus entnommen hat.

IV. Ei zwischen 12 und 13 Tagen nach der Begattung (Fig. 6).

Fundort: cervicales Dritttheil[2] des linken Hornes.

Länge des Eies 6^{cm},

Breite desselben 1^{mm}.

Bezeichnet man den vom Embryo ovarialwärts gelegenen Theil des Eies als ovarialen, den cervicalwärts gelegenen als cervicalen Eischenkel, so ergiebt sich, dass der Schild nicht in der Mitte des Eies liegt, da $2 \cdot 5^{cm}$ auf den ovarialen, 3.5^{cm} auf den cervicalen Schenkel treffen.

Der Uterus war unter Salpetersäurelösung eröffnet worden.

Länge des Schildes	. . .	376 μ
Breite „ „	. . .	240 μ
Höhe „ „	. . .	230 μ

Der Schild ist somit nicht mehr rund, sondern länglich geworden und steht mit seiner Längsaxe parallel der Längsaxe des Eies, ein

[1] Coste, *Embryogénie comparée*. Taf. V.

[2] Ich denke mir jedes Uterushorn in ein ovariales, mittleres und cervicales Drittel getheilt.

Verhältniss, das durch die später im Schild auftretenden Differenzirungen noch deutlicher wird und sich erhält, bis der Embryo mit fortgeschrittener Entwickelung der Allantois am 17.—18. Tage eine Querstellung erleidet.

Diese Orientirung der langen Embryonalaxe zur Längsaxe des Eies betonte auch Coste und Bischoff[1] widersprach ihm seine am Rehei gewonnenen Erfahrungen auf das Schaf übertragend mit Unrecht.

In dem stark convexen Schild lässt sich selbst nach Tinction bei Flächenbetrachtung keinerlei Differenzirung nachweisen, was um so auffallender ist, als eine denselben umrahmende spindelförmige Trübung sofort den Blick fesselt. Dieselbe misst vor dem Schild 128 μ, hinter ihm 136 μ in der Länge und ca. 50 μ zu seinen beiden Seiten. Ihre Färbung ist etwas weniger intensiv als die des Schildes, in welche sie jedoch ohne scharfe Grenze übergeht, während ihr peripherer Rand sich scharf gegen die Keimblase markirt. Flächenbetrachtung bei stärkerer Vergrösserung lehrt, dass diese Trübung bedingt wird durch eine namentlich dicht um den Schild herum vielfach unterbrochene und in soliden Zellsträngen vorstossende, gegen die Peripherie der Trübung mehr continuirliche, zwischen Ectoblast und Entoblast eingeschaltete Zellenlage.

Die Frage nach dem Grund der spindelförmigen Trübung beantwortet sich also schon bei Flächenbetrachtung dahin, dass letztere durch peripher vom Schild vorhandenen Mesoblast veranlasst wird. Dieser Befund ist um so auffallender, als sich im Schild oder unter demselben keine Spur einer auf Mesoblastbildung hinweisenden Differenzirung erkennen lässt.

In der Peripherie der Trübung und unter der übrigen Oberfläche der Keimblase sieht man zerstreute grössere dunkel gefärbte Kerne der Entoblastzellen durch den Ectoblast durchschimmern. Während die Entoblastzellen in nächster Umgebung der Trübung ein fast continuirliches Blatt bilden, rücken sie je weiter gegen die Peripherie zu um so weiter auseinander und bilden so eine aus netzförmig angeordneten und mit langen Ausläufern anastomosirenden Zellen bestehende, die ganze Keimblase auskleidende Entoblasttapete (Fig. 6 *EK*).

V. Denselben Befund lieferte ein 12 Tage $1^1/_2$ Stunden nach der Begattung untersuchtes Zwillingsei (Fig. 7, *V* u. Fig. 8). Im linken Horne des unter physiologischer Kochsalzlösung eröffneten Uterus findet sich am Ende des ovarialen Drittels das 1·7 ^{cm} lange, 1 ^{mm} breite Ei. Die diesmal durch ausserordentlich reichliche Fetttröpfchen der Uterinmilch infiltrirten Ectoblastzellen machten die Keimblase gänzlich undurchsichtig (Fig. 9. *V*).

[1] Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* S. 17.

Stücke derselben in Chromosmium gehärtet zeigten fast jede Zelle mit schwarzen Fetttropfen infiltrirt. Auch diese Keimblase ist stark gefaltet und collabirt. Der genau centrirte durchscheinende Embryonalschild misst in der langen Axe 496 μ, seine Queraxe ist nicht genau messbar, da er sich durch die Faltung des Eies mit seiner einen Seite an die Oberfläche einer Falte anlegt. Seine Höhenaxe beträgt 170 μ.

Im länglichen Schild selbst ist weder frisch noch nach Färbung irgend eine Spur einer Differenzirung nachweisbar.

Dagegen hat die periphere Trübung an Ausdehnung zugenommen und misst nun vor und hinter dem Schild 272 und 280 μ in der Länge. Sie setzt sich auch schildwärts schärfer gegen einen 80 μ breiten hellen ellyptischen Rahmen ab, gegen welchen hin sie jedoch dunkle centripetale Zellvorstösse zeigt. Auch diese ganze Keimblase ist, mit Ausnahme des Schildes, über dessen Structur sich bei Flächenuntersuchung kein competentes Urtheil gewinnen lässt, und mit Ausnahme der dreiblätterigen Trübung total zweiblätterig. Die Kerne der Entoblastzellen schimmern in derselben schon etwas regelmässiger angeordnet durch den Entoblast und sind von nun ab in allen Eiern, welche diese Schilderung umfasst, in dieser Anordnung zu sehen.

Es findet sich also auch an diesem Ei peripherer Mesoblast, ohne dass bei Flächenbetrachtung eine Bildungsstätte desselben in der Region des Schildes nachweisbar ist.

Das andere hierher gehörige Zwillingsei wird unter XI beschrieben werden. Ehe ich mich zur Schilderung der nächsten Stadien wende, fixire ich für die spindelförmige Trübung den Namen Mesoblasthof,[1] für den helleren den Schild umrahmenden Saum mag die Benennung heller Fruchthof beibehalten werden.

Um in dies auffallende Auftreten des Mesoblasts genaueren Einblick zu gewinnen, wurde Ei IV in Querschnitte von 15 μ Dicke zerlegt. 22 Schnitte fielen vor den Schild, 27 Schnitte (23—49) fielen durch den Schild, 16 Schnitte fielen hinter denselben durch den Mesoblasthof, die übrigen 10 noch vorhandenen kommen nicht weiter in Betracht. Siehe die Fig. 10—13.

Der im Bereich des Mesoblasthofes einschichtige, aus 12 μ im Mittel grossen cubischen Zellen bestehende Ectoblast wird im Schild geschichtet; durchschnittlich liegen drei 8—14 μ grosse Kerne über einander. Die

[1] Ich vermeide absichtlich den Namen „dunkler Fruchthof", da mit demselben promiscue dunkle in der Peripherie des Embryo auftretende Trübungen bezeichnet werden, welche sich jedoch an den meroblastischen Eiern der Sauropsiden und den holoblastischen der Säuger nicht homolog sind. Da mit dem Namen „Mesoblasthof" zugleich die Ursache der Trübung bezeichnet ist, halte ich denselben für präciser und vortheilhafter auch für den Unterricht.

cylindrischen Zellen des Schildes sind im Mittel 15 μ hoch. Der Schild hat also trotz zunehmender Flächenausbreitung (im Vergleich zu I) nicht an Dicke ab-, sondern sogar zugenommen. Derselbe misst jetzt in maximo ca. 40—50 μ gegen 34 μ in I (Fig. 11). Am Rande des Schildes reducirt sich seine Schichtung und die Grösse seiner Zellen wieder rasch zum Ausmaass von 10—12 μ der cubischen oder mehr flachen Ectoblastzellen der Keimblase. Nach der dorsalen Fläche dem Contour der einzelnen Zellen entsprechend, leicht wellenförmig vorgewölbt, setzt sich der Ectoblast an seiner ventralen Fläche mit feinem, aber scharfem glattem Contour ab.

Der Entoblast ist sowohl unter dem Schild als im Bereich der Keimblase durchweg einschichtig. Er markirt unter dem Schild und im Bereich des Mesoblasthofes sehr gut die als Darmentoblast bei I bezeichnete Partie (Fig. 10—13). Letztere hat an Ausdehnung zugenommen und die Grenzen des Schildes, namentlich in der Richtung seiner Längsaxe, etwas überschritten. Würde ein solches Weiterwachsen in peripherer Richtung des durch die mehr rundliche Form seiner Zellen charakterisirten Darmentoblasts auch in späteren Entwickelungsstadien anhalten, so wäre die von mir vorgeschlagene Bezeichnung unpräcise. Es wird sich aber ergeben, dass der Darmentoblast nicht mehr weiter peripher unter dem Schild herausrückt, sondern in nächster Nähe des Schildrandes sich vom Keimblasenentoblast abgrenzt. Auch kopf- und schweifwärts wächst er nicht weit über den Schild hinaus, sondern zieht sich später sogar allseitig unter den Schild zurück, sobald mit zunehmender Abschnürung dieses letzteren die Nabelbildung und Anlage des Vorder- und Hinterdarmes sich einleitet. Ein Blick auf die folgenden Schnittserien orientirt über dieses Verhalten Figg. 44, 45, 54, 55. Es findet sich zwar in gewissen Stadien, vielleicht nur als individuelle Verschiedenheit, eine wechselnd scharfe Ausbildung des Darmentoblasts, gleichwohl präsentirt er sich stets als besondere Partie dem Keimblasenentoblast gegenüber durch fast durchweg gute Abgrenzung von den beträchtlich weiter stehenden und viel flacheren eine durchbrochene Membran bildende Zellen des letzteren. Der Darmentoblast hat also namentlich in der Längsaxe, weniger in der Queraxe an Ausdehnung zugenommen, seine dicht stehenden Zellen messen 12—14 μ, ihre rundlichen Kerne 12 μ. Während der der Keimblasenhöhle zugekehrte Contour desselben glatt und nur durch die Zellkerne etwas vorgebuchtet ist, erscheint seine ectoblastwärts gelegene Contourlinie durch wechselnd stark entwickelte zungenartige Zellfortsätze unregelmässig gesägt (Fig. 11, 12, 13). Dieses in auf verschiedene Weise gehärteten und gefärbten Eiern stets wiederkehrende Verhalten darf nicht als Kunstproduct gedeutet werden.

Der Mesoblast schiebt sich schon auf den ersten, den Mesoblasthof treffenden Schnitten als fast continuirliche, aber nur aus einzelnen neben

einander liegenden Zellen bestehende Lage zwischen die beiden primären Keimschichten ein. Auf Schnitt 17 Fig. 10 ist der Zusammenhang seiner Elemente bereits ein allseitiger. Vom Ectoblast durchweg auf's Schärfste geschieden, hängt er am Rande des Darmentoblastes, mit dessen Zellen ohne irgend welche scharfe Abgrenzung zusammen. Peripher von dieser Stelle zeigt der Keimblasenentoblast nur flache spindelförmige Zellquerschnitte. Von dem verdickten Rande des Darmentoblasts schieben sich die Mesoblastzellen centripetal je weiter gegen die Mitte des Schildes zu, um so spärlicher und lockerer gefügt und nur zum Theil durch feine Substanzbrücken zusammenhängend in Spindel-, Keulen- und Sternform oder ganz unregelmässig gestaltet vor, ohne jedoch bis in die centrale Schildregion herein zu reichen. Fig. 11 giebt den 5. Schnitt durch den Schild und illustrirt dies Verhalten. Die Grösse der Mesoblastzellen beträgt bis 16 μ, ihre Kerne messen durchschnittlich 12 μ. Dieses Bild erhält sich auf allen Schnitten durch die vordere Schildregion — Schnitt 23—29 — constant. Auf Schnitt 29—35 fehlt dagegen Mesoblast im Centrum des Schildes (s. Fig. 12). Auf Schnitt 36—40 tritt eine knopfförmig gegen den Entoblast vorspringende rundliche Verdickung des Ectoblastes auf, über welcher (Fig. 13) eine kaum bemerkbare Einbuchtung der Ectoblastoberfläche auffällt. Diese, da 13 Schnitte im Schildgebiet vor sie, 9 Schnitte hinter sie fallen, etwas excentrisch nach hinten gelegene Ectoblastverdickung misst, da sie auf 5 Schnitten à 15 μ Dicke zu finden ist, 75 μ in der Länge. Ihre Breite beträgt 60 μ. Sie hat also eine nahezu runde Form, ich bezeichne sie als Primitivknoten oder kurzweg Knoten. Die auf der Knotenoberfläche bemerkliche noch sehr seichte Grube mag Primitivgrube heissen. Ein Blick auf Fig. 13 zeigt, dass die Zellen des Knotens aus dem Zellverbande des Ectoblastes ordentlich hervorzuquellen scheinen;[1] eine in dieser Region durch zahlreiche Kerntheilungsfiguren angedeutete rege Vermehrung mag an diesem Herausgedrängtwerden der Knotenzellen aus dem Verbande mit den Ectoblastzellen nicht unbetheiligt sein. Wie es scheint, bleiben die Zellen des Knotens aber der Hauptsache nach miteinander in Verbindung und nur an der Peripherie löst sich vielleicht die eine oder andere ab.

Der Knoten hängt mit dem Entoblast nicht zusammen, letzterer zieht vielmehr auf allen in Betracht kommenden Schnitten gut begrenzt unter ihm weg. Ein zweifelloser Zusammenhang des Knotens mit den von der Peripherie vorstossenden Mesoblastzellen findet sich in keinem Schnitte, wenn auch in manchen Schnitten die Elemente des Knotens und die des seitlichen Mesoblastes sich einander bis zur Verschmelzung zu nähern

[1] Auf der Tafel sehr mangelhaft reproducirt.

scheinen (Fig. 13 links). Hinter dem Knoten ist der Ectoblast scharf von der nun wieder eine continuirliche Lage bildenden Mesoblastmasse getrennt, ein Verhalten, das auch ausserhalb des Schildes in der caudalen Region des Mesoblasthofes wiederkehrt.

Der Mesoblast hängt hier wieder allein mit dem Rande des Darmentoblasts deutlich zusammen. Dass die geschilderten Verhältnisse nicht etwa als in Folge der Präparation zu Stande gekommene Kunstproducte gedeutet werden dürfen, wird die Schilderung weiterer Schnittserien beweisen.

Es ergiebt sich somit die Existenz von zwei Bildungsstätten des Mesoblastes, von einer fast centralen, in Form des Knotens vom Ectoblast her und einer peripheren, in Form einer spindelförmigen wallartigen Verdickung am Rande des Darmentoblastes, also vom Entoblast her, von welcher aus die hier gebildeten Mesoblastzellen centripetal vorgeschoben werden oder durch active Bewegung, wie ihre wechselnden Formen es wahrscheinlich machen, unter den Schild gelangen.

Den vom Knoten gebildeten Theil des Mesoblastes bezeichne ich als centralen oder ectoblastogenen, den vom Rande des Darmentoblastes gebildeten als peripheren oder entoblastogenen Mesoblast.

Die Dicke des Schildes macht die Wahrnehmung des in diesem Entwickelungsstadium noch kleinen Knotens bei Flächenbetrachtung unmöglich, die Peripherie des Mesoblasthofes deckt sich bei solcher mit der peripheren Grenze des entoblastogenen Mesoblastes.

Beide Mesoblastmassen sind seitlich und hinter dem Primitivknoten, wie es scheint, an einigen Stellen im Begriff zu verschmelzen. Ein etwas früheres Stadium, das ich mich vergebens zu erhalten bemühte, liesse beide Entoblastmassen vielleicht noch deutlicher getrennt nachweisen.

Der Ectoblast hängt nur am Knoten mit dem centralen und erst später mittelbar durch diesen durch spärliche Zellstränge seitlich und nach rückwärts mit dem peripheren Mesoblast zusammen, sonst gehen seine Contouren überall scharf über den letzteren weg.

Vor dem Knoten findet sich ein auf 7 Schnitten wiederkehrender, also 105 μ langer und 140 μ breiter Bezirk, in welchem der Mesoblast zwischen beiden Keimschichten vollständig fehlt. Auch in weiter differenzirten Embryonalschilden eine Zeit lang sich erhaltend, ermöglicht dieser mesoblastfreie Bezirk durch seine constante Lage vor dem Knoten an dem in Rede stehenden Schild allein eine Orientirung in Kopf und Schweifregion.

Eine andere Auffassung der geschilderten Verhältnisse, als die von mir geäusserte, könnte die ganze Mesoblastmasse, ohne sie in einen centralen und peripheren Theil zu scheiden, vom Knoten allein ableiten, dessen Zellen sich dann centrifugal zwischen den beiden primären Keimschichten bis zum

Rande des Darmentoblastes ausbreiten müssten, um mit demselben zu verschmelzen.

Eine in geringem Grade stattfindende Ablösung einzelner an der Peripherie des Knotens gelegener Zellen und deren centrifugale Verschiebung kann ja auch thatsächlich stattfinden. Aber die gesammte Mesoblastmasse von den unverhältnissmässig kleinen Knoten abzuleiten, geht doch wohl kaum an, um so weniger als sich Mesoblast ja auch vor dem Schild jenseits des mesoblastfreien Bezirks im Bereich des Mesoblasthofes findet. Der auf allen Schnitten wiederkehrende Zusammenhang des peripheren Mesoblastes mit dem wallförmig verdickten Rande des Darmentoblastes kann auch nicht als zufällige Verklebung centrifugal vorgestossener Zellen gedeutet werden, da sich ja in der Peripherie gar kein Hinderniss für eine weitere centrifugale Bewegung derselben zwischen den beiden primären durch eine deutliche Spalte getrennten Keimschichten nachweisen lässt.

Dagegen scheint mir schon die scharfe Differenzirung des Darmentoblastes durch die Anordnung und Form seiner Zellen vom übrigen Entoblast auf eine besondere Leistung dieser Region hinzuweisen, und vor allem zwingt mich eben die Constanz des auf allen Schnitten nachweisbaren Zusammenhanges von peripherem Mesoblast und Darmentoblastrand, in eben diesem wallförmig verdickten Theil des Darmentoblastes die Hauptbildungsstätte des peripheren Mesoblastes zu sehen, um so mehr als auch in derselben zahlreiche Kerntheilungsfiguren zu finden sind.

Ganz klar müsste die Entscheidung durch ein etwas früheres Stadium geliefert werden können, und damit zugleich die Beantwortung der Frage, ob beide Mesoblastpartien gleichzeitig auftreten oder, wenn dies nicht der Fall, welche von beiden zuerst auftritt.

Ausser dem Rande des Darmentoblastes scheint sich aber schon jetzt die dorsale Oberfläche desselben, mit Ausnahme des mesoblastfreien Bezirkes, durch Theilung und Ablösung einzelner Zellen an der Production von peripherem Mesoblast, wenn auch einstweilen in geringem Grade, zu betheiligen. Einzelne Schnitte drängen wenigstens eine solche Deutung auf. Fig. 13.

Im Uebrigen verweise ich hinsichtlich weiterer Erörterungen dieser Fragen auf die Schilderung späterer Schnittserien und deren Abbildungen, die meiner Anschauung neue Stützen geben.

VI. Zwillingseier vom 13. — 14. Tage. Beide Eier sind nicht ganz gleich entwickelt. Das dem cervicalen Drittel des rechten Hornes entnommene weniger entwickelte Ei sei zunächst geschildert, das andere ist unter VIII. zu finden.

Genau in der Mitte auf der einen Kante des 5 ^{cm} langen und 1 ^{mm} breiten stark gefalteten Eies sitzt der leicht ovale 480 μ lange, 250 μ breite

und 225 μ hohe Schild. Seine Längsaxe ist etwas kürzer als die von V, dagegen haben Quer- und Höhenaxe etwas zugenommen. Das Längenausmaass des Mesoblasthofes vor und hinter dem Schild beträgt gleichheitlich 300 μ, seine Breite ist nicht genau messbar. Im Centrum des Schildes fällt nun schon bei Flächenansicht nach Tinction ein etwas verwischter leicht nierenförmig von dem caudalen Contour her eingebuchtet erscheinender Knoten auf, dessen Ausmaass, aus der Anzahl der durch ihn fallenden Schnitte berechnet, 135 μ in der Länge und 80 μ in der Breite beträgt. Der Schild schnürt sich schon stark von der Keimblase ab, indem sich seine Ränder gleichheitlich ventralwärts einzubiegen beginnen (Fig. 14). Präparation unter Salpetersäurelösung.

VII. Ein zwischen 12—13 Tagen altes und 5·5 cm langes aus der Mitte des rechten Uterushornes ebenfalls unter Salpetersäurelösung freigelegtes Ei zeigte zwar eine nicht unbedeutende Zunahme des 680 μ langen, aber sehr flachen und 442 μ breiten, von einem gut ausgebildeten Mesoblasthof eingefassten Schildes, der Mesoblasthof stimmte aber in den Details, soweit solche durch Flächenansicht controlirbar, so genau mit VIII, dass ich beide zusammen beschreibe und auf die Abbildung von VII in Fig. 15 verweise.

VIII. Zwillingsei von Nr. VI aus dem cervicalen Drittel des linken Hornes in Salpetersäurelösung entnommen. Die 2·6 cm lange Keimblase bildete eine Schlinge um eine Uteruscarunkel. Der genau zur Keimblase centrirte Schild misst ebenfalls 680 μ in der Länge, 367 μ in der Breite und 272 μ in der Höhe. Der Mesoblasthof vor demselben hat eine Ausdehnung von 374 μ, hinter demselben von 476 μ. Bei beiden Eiern stossen strangförmige dunkle Fortsätze des Mesoblasthofes gegen den nicht scharf abgegrenzten hellen Fruchthof schildwärts vor. Schild VIII ist etwas schärfer von der Keimblase abgeschnürt als VII, ungefähr wie VI. Seine eingebogenen Ränder bilden schon eine Art völligen Nabelring. Der Knoten von VII ist doppelt so breit wie der von VI. Nach dem einen Ende des Schildes zu setzt er sich in eine deutliche, aber rasch sich verlierende Trübung fort, er geht also aus der rundlichen Form in eine mehr längliche über. Länge und Breite sind wegen undeutlicher peripherer Begrenzung bei Flächenansicht nicht zu bestimmen, dagegen sieht man bei solcher die Anwesenheit einer trichterförmigen Primitivgrube. Dieselben Verhältnisse waren, wenn auch etwas weniger scharf in VIII zu bemerken.

Zwei weitere Eier.

IX. Zwischen 12—13 Tage alt, 6 cm lang mit 591 μ langem, 340 μ breitem und 304 μ hohen Schild und ein ebenso altes

X. von 7·5 cm Länge, mit 630 μ langem, 290 μ breitem und 184 μ hohem Schild zeigen dieselbe Entwickelung. Beide Eier besitzen gut ausgebildete spindelförmige Mesoblasthöfe von beiläufig derselben Ausdehnung, wie die vorhergehenden. Die hellen Fruchthöfe sind weniger scharf markirt, ebenfalls von Ausläufern der Mesoblasthöfe theilweise durchsetzt und zeigen zwischen letzteren gelegene, mitunter etwas in die Mesoblasthöfe hineinreichende dunkle Lücken, wie solche schon in Figg. 14 und 15 wiedergegeben sind.

Von VI, VII, VIII und X wurden Schnittserien von 15 resp. 20 μ Dicke pro Schnitt angefertigt.

Die drei ersten Serien ergeben Folgendes (s. Fig. 16—23):

Der Entoblast ist durchweg einschichtig. Derselbe zeigt die Differenzirung in Darm- und Keimblasenentoblast etwas weniger scharf ausgeprägt wie IV, da die rundlichen Zellen des Darmentoblasts nicht gleichmässig dicht, sondern in bald mehr central, bald mehr peripher gestellten Gruppen gedrängt und durch mehr spindelförmige Zellquerschnitte verbunden sind. Der nur aus flachen langen spindelförmigen Zellquerschnitten sich zusammensetzende Keimblasenentoblast setzt sich aber immerhin gut abgegrenzt seitlich am Schildrand und etwas vor und hinter demselben gegen den Darmentoblast ab. Der Darmentoblast erhält sich also in seinem Verhältniss zur Grösse des Schildes und hat sich nicht weiter gegen die Peripherie ausgebreitet. Unter der Schildmitte im Bereich des mesoblastfreien Bezirks vor dem Knoten ist er in allen Serien am besten ausgeprägt. Ein wie in IV auffallender verdickter Darmentoblastrand ist nicht mehr sichtbar, doch finden sich in der ihm entsprechenden Region zahlreiche einzelne oder in Gruppen gehäufte, durch zum Theil ziemlich lange Ausläufer mit dem Entoblast - verbundene Zellen. Dieser Zusammenhang des Mesoblasts mit dem Entoblast ist nicht mehr auf die Peripherie des Darmentoblasts allein beschränkt, sondern man findet, mit Ausnahme des mesoblastfreien Bezirkes, bald da bald dort einzelne Zellen oder durch solche mittelbar ganze Zellgruppen mit seiner dorsalen Fläche verbunden, ohne dass sich irgend eine Abgrenzung zwischen beiden selbst bei starker Vergrösserung nachweisen lässt. Siehe die Fig. 16, in der Mitte, 17 rechts und links, 21 und 22 in der Mitte und seitlich, sowie Fig. 24 und 25 der Serie VII. An keiner Stelle ist ein Zusammenhang der peripheren Mesoblastmassen mit dem centralen Mesoblast auffällig.

Die Zellen des Darmentoblasts sind 16 μ im Mittel hoch und ziemlich eben so breit, sie bergen 12 μ grosse Kerne, die Zellen des Keimblasenentoblasts zeigen gleich grosse Kerne, aber spindelige Zellen von 20—80 μ Länge.

Die Production von entoblastogenem Mesoblast beschränkt sich also in diesen Entwickelungsstadien nicht mehr auf den

Rand des Darmentoblasts allein, sondern vertheilt sich mehr gleichmässig über die periphere Region des Darmentoblasts.

Der mesoblastfreie Bezirk vor dem Knoten misst in VI 120 μ in der Länge, 150 μ in der Breite.

Der Ectoblast zeigt im Bereich der Keimblase und des Mesoblasthofes keine Abweichung von dem früher geschilderten Verhalten. Seine dem Schild entsprechende geschichtete Region hat wohl an Ausdehnung zugenommen, aber im Ganzen ihre Dicke beibehalten. Die zahlreichen in ihr vorhandenen Kerntheilungsfiguren in allen Schichten erklären seine zunehmende Flächenausdehnung bei gleichbleibender Dicke durch rege Zellvermehrung. Der mesoblastwärts gelegene Contour ist durchweg scharf, und darf wohl als der Querschnitt der Membrana prima (Hensen) gedeutet werden, wenn ich auch an keinem Schnitt eine membranartige Ablösung derselben wahrnehmen konnte. Es liegen zwar dem Ectoblast im Bereich des Schildes und etwas ausserhalb desselben im Gebiet des Mesoblasthofes häufig vereinzelte Mesoblastzellen meist mit breiter Basis an, starke Vergrösserungen ergeben aber stets eine, wenn auch feine, so doch scharfe und glatte nachweisbare Grenze zwischen beiden. Die Zellen scheinen dem Ectoblast nur angeklebt zu sein. Nur auf Schnitt 46, Fig. 22, tangential dem hinteren Knotenende, schaltet sich links von der Mitte eine einzige, noch zum Knoten gehörige Zelle aus dem Verbande der Ectoblastzellen aus. Der ganze Mesoblast bildet noch keine continuirliche Lage, lässt sich vielmehr aus einzelnen unzusammenhängenden Zellen und Zellgruppen aufgebaut, noch deutlich in eine centrale und periphere Masse scheiden.

Da die Zellen des Mesoblasts aus dem epithelialen Verbande der beiden primären Keimschichten ausgeschieden, ein zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen eingeschlossenes in selbständiger Weise fortwachsendes, aus unregelmässigen Zellformen bestehendes Gewebe bilden, muss man sie als Mesenchym im Sinne der Brüder Hertwig auffassen.

Vor der Hand setzt sich dieses periphere Mesenchym noch auffallend scharf gegen den, mehr epithelialen Zellcharakter beibehaltenden, Complex der Knotenzellen ab; der Knoten ist in allen Serien sehr gut ausgebildet.

	a. Länge des Knotens	b. Breite des Knotens	c. Länge des caudalen Fortsatzes	d. Breite des caudalen Fortsatzes	e. Länge der Primitivgrube resp. Primitivrinne	f. Breite	g. Tiefe
VI	135 μ	80 μ	—	—	—	—	—
VII	160 μ	102 μ	—	68 μ	80 μ	40 μ	12 μ
VIII	a+c 200 μ	120 μ	100 μ	80 μ	140 μ	140 μ	32 μ
XI	a+c 272 μ	80 μ	– –	80 μ	136 μ	27 μ	nicht zu messen[1]

[1] Die Länge des caudalen Knotenfortsatzes konnte nur in VIII bestimmt werden,

Ein Blick auf diese Tabelle lehrt, dass die ursprünglich nur auf den rundlichen Knoten beschränkte Production von ectoblastogenem Mesoblast in axialer Richtung caudalwärts fortschreitet und dass aus der rundlichen, centralen Ectoblastverdickung eine streifenförmige axiale wird.

Der Primitivknoten wächst also caudalwärts zum Primitivstreifen aus, während sich die in ihn einsenkende Primitivgrube ebenfalls caudalwärts rinnenförmig verlängernd zur Primitivrinne wird. Dieselbe bleibt in ihrem Längenausmaass meist hinter der Länge des Primitivstreifens zurück. Ihr vorderes, der Primitivgrube entsprechendes Ende ist stets am breitesten und tiefsten, während ihre sonstige Breite und Tiefe, sowie die Steilheit ihrer Wände in verschiedenen Embryonalschilden vielfache und nicht unbeträchtliche Schwankungen zeigt.

In VI völlig fehlend und in VII kaum angedeutet (Fig. 15) wird die Primitivrinne erst mit zunehmendem Wachsthum des Knotens deutlich.

Der Knoten zeigt an seinem cranialen Ende stets scharfe Begrenzung. Derselbe markirt den hinteren Rand des mesoblastfreien Bezirks.

In Fig. 19 wird das caudale Knotenende nur durch vier aus der Ectoblastschichte hervorquellende Zellen gebildet. Die am meisten nach rechts gelegene steckt nur noch mit einem Fortsatze im Ectoblast und zeigt den Kern im Theilungsstadium des Muttersterns. Auf den folgenden Schnitten nimmt der Knoten an Masse etwas zu. Die Höhe des Ectoblastes + Knotenverdickung misst auf Schnitt 42 56 μ, die Breite des Knotens 80 μ. Die in Ausschaltung begriffenen Zellen hängen alle zusammen, behalten ihren epithelialen Charakter noch ziemlich ausgesprochen bei und lassen die Anzeichen energischer Vermehrung erkennen. Sie quellen seitlich zwischen beiden primären Keimschichten vor, ohne dass ein deutlicher Zusammenhang mit der peripheren Mesoblastmasse stattfindet. Dagegen findet sich zwischen dem Knoten und dem unter ihm liegenden Entoblast keine scharfe Grenze mehr. Meine Praeparate lassen keine endgültige Entscheidung zu, ob diese Verwischung der in Fig. 13 noch deutlichen Trennung beider nur eine Verklebung oder wirkliche Verwachsung bedeutet. Eine Betheiligung des Entoblastes an der Knoten- und Primitivstreifbildung an dieser Stelle lässt sich mit Sicherheit weder ausschliessen noch constatiren. Ein Zusammenhang der dem Primitivstreifen angehörigen Zellen mit dem nach rückwärts unter dem Schild und im Bereich des Mesoblasthofes gelegenen Mesenchymzellen liess sich an keiner Serie feststellen, alle wiesen im Ganzen ziemlich gleiche

---

da sich derselbe in den übrigen Eiern nicht scharf absetzte. Die Maasse von IX sind bei Flächenbetrachtung des in Balsam eingeschlossenen Praeparates, die übrigen auf dem Wege der Construction aus den Schnittserien gewonnen, da Flächenbetrachtung nur ausnahmsweise genaue Messung zulässt.

Verhältnisse auf. In VIII war der Entoblast durch den Knoten convex gegen den Dottersack vorgewölbt.

Bei VII ist (Fig. 24) das hintere Ende des Primitivstreifes flügelartig nach beiden Seiten ausgebreitet und seine Zellen sind vom peripheren Mesoblast weniger deutlich abgesetzt als bei den übrigen Serien. Auch vor dem Knoten im Gebiet des mesoblastfreien Bezirkes findet sich in dieser Serie eine allerdings nur aus vereinzelten Zellen bestehende Mesoblastschicht. Diese mit dem Entoblast an vielen Stellen (Fig. 25) auf's Deutlichste in Zusammenhang stehenden 125μ vor dem Knoten gelegenen Mesoblastzellen vom Knoten und somit vom Ectoblast abzuleiten, scheint mir völlig unmöglich. Ueberhaupt fällt im Verhältniss zur geringen Entwickelung des Primitivstreifs die Entwickelung des peripheren Mesoblastes in dieser Serie auf.

In VIII ist der Knoten — Ectoblast, axiales Mesoblast und Entoblast gemessen — 68μ dick und 120μ breit, sehr gut ausgebildet und setzt sich in dieser Serie besser als in den übrigen vom Primitivstreifen ab. Der Knoten misst ca. 100μ in der Längsaxe, ebenfalls 100μ kommen auf seinen Primitivstreifenfortsatz. Der periphere Mesoblast zeigt seine massigste Entwickelung in der dem ehemaligen wallartigen Rand des Darmentoblastes entsprechenden Region mit der er fast ausnahmslos ohne deutliche Grenze zusammenhängt. Auch an dieser Serie betheiligt sich mit Ausnahme des vor dem Knoten gelegenen 150μ langen und 180μ breiten mesoblastfreien Bezirkes die Oberfläche des Darmentoblastes an der Production des Mesoblast.

Als ein wichtiges Novum in allen drei Serien ist zu betonen, dass die an der Peripherie des entoblastogenen Mesoblasts gelegenen Zellen sich nun zur Begrenzung von rundlichen oder länglichen Lücken zu ordnen beginnen. Figg. 17, 18, 19, 21, 22, *L*. Meist schiebt sich vom proximalen Rand solcher Zellgruppen ein aus mehreren zusammenhängenden Zellen bestehender Balken wechselnd weit unter den Schild vor, während man in distaler Richtung nur eine oder wenige, oft gar keine Zellen mit der Wand der Spalten in Verbindung sieht. In vielen Schnitten liegen mehrere Spalten neben einander. Da diese Spalten in ganzen Reihen von Schnitten durch den Mesoblasthof und den Schild continuirlich wiederkehren, sind sie der Ausdruck von rundlichen Hohlräumen, deren Existenz neben den noch mesoblastfreien Stellen und den dunklen Zellbalken, die schon erwähnte, bei Flächenbetrachtung auffallende netzartige Zeichnung im hellen Fruchthof und an der proximalen Grenze des Mesoblasthofes verursacht. Die Querschnitte dieser Lücken betragen 15—40μ und fehlen in keiner der drei Serien. In Serie VII Schnitt 21 Fig. 24 schieben sich vier Zellen centrifugal vom distalen Rande der Lücke zwischen die beiden primären Keimschichten ein, der entoblastogene Mesoblast wächst also auch peripher weiter. Dass dies in der That der Fall ist beweisen die in die periphere Region des

Mesoblasthofes fallenden Schnitte aus sämmtlichen Serien, in welchen man vereinzelte oder in kleinen Gruppen liegende, vom Ectoblast und Entoblast gleich scharf getrennte Zellen, zwischen den primären Keimschichten findet, die nur von einer mehr proximal gelegenen Bildungsstätte am Rande des Darmentoblastes herstammen können, Fig. 23.

Ich lasse die Schilderung der Serie X gesondert in Kürze folgen, da sie einige bemerkenswerthe weitere Daten ergiebt.

Länge des Knotens u. Primitivstreifs	Breite des Knotens	Länge seines caudalen Fortsatzes	Breite des caudalen Fortsatzes	Länge, Breite, Tiefe der Primitivrinne
315 μ	80 μ	nicht deutlich vom Knoten abgesetzt	80 μ	140 μ, 80 bis 100 μ, 28 μ in maximo.

Die Serie umfasst 65 Schnitte à 15 μ Dicke; 16 Schnitte fallen hinter den Schild, 42 durch den Schild, davon 13 durch den Knoten, 8 Schnitte durch den caudalen Fortsatz desselben; 7 Schnitte fallen vor den Schild. Die Serie beginnt am Mesoblasthof hinter dem caudalen Ende des Schildes, Figg. 26—35, Taf. X.

Ectoblast und Entoblast zeigen keine von den vorhergehenden Serien abweichende Verhältnisse. Die Primitivrinne auf dem 24. Schnitt durch die caudale Region des Primitivstreifens als eben bemerkliche Einbuchtung angedeutet (Fig. 27) vertieft sich rasch knotenwärts und ist auf Schnitt 38 (Fig. 28) durch die Mitte des Knotens von auffallend steilen Wänden begrenzt. Sie reicht nicht bis zum cranialen Knotenende, da auf Schnitt 40 Fig. 29 keine Spur von ihr mehr wahrnehmbar ist. Bei Flächenbetrachtung wird das vordere Ende der Primitivrinne vom Knoten ziemlich scharflippig umfasst. Vor der Primitivrinne ist der Ectoblast durchweg gleichmässig convex (Figg. 29—32). Der Darmentoblast verhält sich wie in den vorigen Serien.

Die im peripheren Gebiet des Mesoblasthofes vorfindlichen vereinzelten Zellen und Zellgruppen haben sich vermehrt, liegen aber gut abgegrenzt zwischen den primären Keimschichten. Die in den vorigen Serien in derselben Region erwähnten Lücken haben an Ausdehnung unter dem vom Entoblast abgehobenen Ectoblast wesentlich an Grösse zugenommen und sind zum Theil vollständig, zum Theil unvollständig von den Zellen des peripheren Mesoblastes umschlossen, die theilweise deutlich epitheliale Charaktere erkennen lassen und sich so, wenn auch noch nicht scharf von dem proximal gelegenen Mesenchym zu unterscheiden beginnen. Figg. 26, 27, 28, 30, 32 *L*.

Das Auseinanderweichen der beiden primären Keimschichten im Bereich des Mesoblasthofes fiel auch bei Seitenbetrachtung des Schildes als

leicht convexe, über das Niveau der übrigen Keimblase sich erhebende Prominenz auf. Dieses Verhalten ist schon auf Fig. 8 angedeutet und wird in der Folge (Fig. 36, 38) so auffallend, dass es nicht mehr übersehen werden kann. Im Bereich des hellen Fruchthofes liegen beide primäre Keimschichten wieder, nur von wenigen Mesoblastzellen getrennt, dicht über einander. Im Gebiet des ganzen Dottersackes berühren sie sich ohne jeden Zwischenraum.

Unter dem knotenförmig verdickten Ende des Primitivstreifens bis zu seinem caudalen Ende ist keine Spur einer Grenze zwischen den Zellen des axialen Mesoblastes und denen des Darmentoblastes zu erkennen. Cranialwärts verjüngt sich der Knoten auffallend und misst auf Schnitt 38 nur 56 μ in der Breite und 48 μ in der Höhe, vom Boden der Primitivrinne bis zum ventralen Entoblastcontour gemessen. Seine Breite reducirt sich weiter cranialwärts auf Schnitt 40 noch etwas, während seine Höhe, da keine Primitivrinne mehr ihn einbuchtet, wieder zunimmt. Von dieser Stelle ab schiebt sich auf Schnitt 41 und 42 ein in Fig. 30 abgebildeter, aus sechs Zellen bestehender, aber von Ectoblast und Entoblast gleich gut abgegrenzter Fortsatz in cranialer Richtung vor, die erste Anlage eines Kopffortsatzes des Primitivstreifens, oder der ectoblastogenen Chordaanlage, welche jedoch bei Flächenbetrachtung in diesem Stadium der Entwickelung noch nicht wahrnehmbar ist.

Unter dem Schild ist der periphere Mesoblast im Verhältniss zu dem in seinem Längenwachsthum so bedeutend fortgeschrittenen Primitivstreifen auffallend gering entwickelt, ein Moment, welches im Vergleich mit Serie VII, welche das umgekehrte Verhältniss erkennen lässt, zweifellos für eine von der Entwickelung des Primitivstreifens unabhängige Entwickelung des peripheren Mesoblastes spricht. Von einem Zusammenhang des letzteren mit den Flanken oder mit dem caudalen Ende des Primitivstreifens ist keine Spur nachweisbar.

Der mesoblastfreie Bezirk vor dem Knoten findet sich auch in dieser Serie in einer Ausdehnung von 120 μ Länge und 140 μ Breite. In seiner Region sind die zungenförmigen dorsalen Fortsätze der Entoblastzellen wieder besonders auffallend, Figg. 31 u. 32. In der Nähe des Kopffortsatzes finden sich noch einzelne zum Theil durch Ausläufer mit dem Entoblast zusammenhängende Mesoblastzellen, welche sich jedoch rasch cranialwärts verlieren.

Die schon oben erwähnten vom peripheren Mesoblast eingeschlossenen Lücken sind in der caudalen Region des Mesoblasthofes und Schildes (Figg. 26, 27, 28) am grössten, in cranialer Richtung zu werden sie kleiner (Figg. 29, 30, 32), oder fehlen an einer Seite (Figg. 29 u. 30 — letzterer Schnitt liegt gedreht —) noch gänzlich, um dann in dem prächranialen Theil

des Mesoblasthofes nicht nur wieder gleichmässig aufzutreten, sondern auch an Grösse zuzunehmen. Der Zusammenhang der peripheren Mesoblastzellen mit dem Rande des Darmentoblastes ist in dieser Serie, wie die Bilder Figg. 33, 34 u. 35 beweisen, so klar und seine Production durch die an dieser Stelle vorfindlichen Kerntheilungsbilder so unzweifelhaft, dass eine Ableitung dieser Mesoblastmassen vom Primitivstreifen bei ihrer noch obendrein so entfernten Lage von letzterem ganz unmöglich erscheinen muss.

Die Productionsstelle des peripheren Mesoblastes behält ihre Lage am Rande des Darmentoblastes in nächster Nähe des Schildrandes, genau wie in den vorigen Serien bei. Dass aber auch Mesoblast centrifugal zwischen den primären Keimschichten sich einzuschieben beginnt ersieht man aus Schnitt 40 Fig. 29 links. Wir werden dies Verhalten in späteren Serien in ausgedehntem Maasse wiederkehren sehen. Auch der Mesenchymcharakter, des im Bereich des Schildes gelegenen peripheren Mesoblastes, nimmt in dieser Serie durch die Vertheilung der Mesoblastzellen und ihre Form wesentlich an Präcision zu. Ein etwaiger Versuch die wechselnde Form der Zellen auf Kunstproducte in Folge zu hoher Temperatur beim Einbetten zurückzuführen, wäre bei der tadellosen Erhaltung der Ecto- und Entoblastzellen und sämmtlicher Kerntheilungsbilder gänzlich ungerechtfertigt.

Bei zwei etwas weiter entwickelten Eiern fällt vor allem die Ausbreitung des nun exquisit spindelförmigen und wallartig über das Niveau der Keimblase prominenten Mesoblasthofes auf.

XI. Zwillingsei von V, þ2 Tage 1$^1/_2$ Stunde alt, gefunden im cervicalen Drittel des rechten unter 0·75 Procent Kochsalzlösung eröffneten Uterushornes. Fig. 36, Taf. IX.

Der im Centrum des 4·7 ^{cm} langen gefalteten Eies liegende diaphane Schild hat sich durch ventrale Einbiegung seiner Ränder so stark von der Keimblase abgeschnürt, dass man seinen Nabelring als dunklen leicht gekerbten Saum nach Färbung innerhalb des Schildrandes durchschimmern sehen kann. Der Schild ist 544 μ lang, 340 μ breit, die Höhenaxe des Schildes ist wegen des wallförmig convexen Mesoblasthofes von nun ab nicht mehr genau messbar. Im Schilde fällt eine diffuse, durch den Primitivstreifen bedingte caudalwärts sich verlierende Trübung auf. Die Verwaschenheit ihrer Grenzen verhindert eine Maassabnahme. Die Knotenoberfläche ist durch eine deutliche Primitivgrube eingebuchtet, ob sich dieselbe zu einer Primitivrinne auszieht, blieb zweifelhaft. Der helle Fruchthof hat an Ausdehnung und Schärfe zugenommen und wird linkerseits durch zwei vom Mesoblasthof gegen ihn auslaufenden Fältchen gekerbt. Seine Länge beträgt vor dem Schild 184 μ, hinter demselben 272 μ.

Der gleichmässig dunkle spindelförmige Mesoblasthof misst vor dem Schild 408, hinter dem Schild 400 μ in der Länge und vorne 408, hinten 374 μ in der Breite, er fällt scharf begrenzt in steiler Flucht gegen den hellen Fruchthof, weniger steil gegen den Dottersack ab, dessen Entoblastzellenkerne peripher vom Mesoblasthof in nahezu gleichmässigen Abständen durch den Entoblast zu erkennen sind.

XII. 12 Tage $2^1/_4$ Stunden altes Ei. Fig. 37. Taf. XI.

Das 22 ^{cm} lange, $^1/_2$ ^{mm} dicke Ei beginnt an der Spitze des linken Hornes und ist weit in's rechte Horn hinübergewachsen, in welchem es eine Schleife um eine Uteruscarunkel bildet. Genau in der Mitte des Eies findet sich auf einer $1^1/_2$ ^{mm} dicken spindelförmigen Erweiterung der 578 μ lange und 408 μ breite Schild (Fig. 38, Taf. IX), in welchem Knoten und Primitivstreifen deutlicher als im vorhergehenden differencirt sind. Die Verwaschenheit der peripheren Grenzen beider erlaubt auch hier keine genauere Messung. Die Knotengrube ist gut ausgeprägt und misst 68 μ in der Breite.

Die der Ausdehnung des Mesoblasthofes entsprechende Trübung ist verschwunden, und die an ihrer Stelle vorhandene, wallartig convexe spindelförmige Prominenz zeigt dieselbe Färbung wie die übrige Keimblase. **Diese wallartige Erhöhung entspricht der schon auf Fig. 8 sich anbahnenden Erhebung der Amniosfalten.** Vor dem cranialen Ende und linkerseits vom Schild finden sich auch hier kleine gegen den hellen Fruchthof vorstossende Faltenausläufer der letzteren. Die Amniosfalten haben vor dem Schilde eine Ausdehnung von 540 hinter demselben von 560 μ in der Länge, von einem lateralen Rand zum anderen, über den Schild gemessen beträgt ihre Breite 450 μ. Der helle Fruchthof hat hinter dem Caudalende 190 vor dem cranialen 230 μ im Durchmesser.

Der Schild nimmt nun an Länge und Breite etwas zu, während zugleich die Erhebung der Amniosfalten weniger in der Höhe als in der Länge parallel der Längsaxe des Eies erhebliche Fortschritte macht.

D. Keimblasen mit über $^1/_2$—1 ^{mm} langem Embryonalschild, mit gut ausgebildetem Primitivstreifen, Primitivrinne, stark wachsenden Amniosfalten und zunehmender Cölomentwickelung.

XIII. Dieses Ei ist für das Alter von 12 Tagen und 1 Stunde im Vergleich zu den schon beschriebenen gleichaltrigen und theilweise sogar älteren Eiern auffallend entwickelt.

Das Ei beginnt einen Finger breit von der Eileitermündung im linken Horne und passt sich mit tausend Falten und Fältchen den Schleimhautnischen des Uterus an. Es reicht bis über die Mitte des anderen Hornes

hinüber und hat eine Länge von 32 cm, seine Dicke an der spindelförmigen Erweiterung unter dem Schild gemessen beträgt $1^1/_2$ mm.

In dem ebenfalls unter Kochsalzlösung eröffneten Uterus lag der Schild in der Mitte des linken Hornes mit seinem Kopfende cervicalwärts gestellt. Auffallend war die grosse Durchsichtigkeit dieses Eies, es fanden sich nur vereinzelte von Uterinmilch herrührende Fetttröpfchen in den Zellen seines Ectoblastes. Im frischen durchsichtigen Schild ist keinerlei Differenzirung zu erkennen, dagegen zeigt sich nach Härtung und Färbung ein gut entwickelter bis zur Mitte des Schildes reichender Primitivstreifen mit wenig markirtem Knoten- und undeutlichem Kopffortsatz aber sehr deutlicher Primitivrinne. Länge des Schildes 660, Breite 530 μ, Länge des Primitivstreifens ca. 400 μ, Breite desselben nicht messbar, Länge der Primitivrinne 240 μ, Breite 20 μ. Fig. 39, Taf. X.

Der Schild ist mandelförmig mit caudaler Spitze und überragt mit seinen Seitenrändern die seitlichen Amnoisfalten, sein Nabelring ist sehr gut ausgebildet. Der helle Fruchthof ist auf einen kleinen vor dem Kopf- und hinter dem hinteren Leibesende liegenden Rest reducirt. Ersterer misst 102, letzterer 68 μ im axialen Durchmesser. Die Amniosfalten setzen wieder steil gegen den hellen Fruchthof ab, ihre ursprüngliche Spindelform hat sich in eine längliche mit abgerundeten Enden umgewandelt, deren lange Axe vor und hinter dem Schild ca. 1 mm, deren Queraxe ca. $^3/_4$ mm beträgt. Die periphere Grenze geht in sanfter Wölbung in's Niveau der Keimblase über.

Verlängert man die durch die Primitivrinne im Schild markirte Längenaxe kopf- und schweifwärts über den Schild hinaus, so schneidet sie die Längsaxe des Eies unter spitzem Winkel, der Embryo steht also nicht genau mit seiner Längsaxe der Längsaxe des Eies parallel, sondern sein Kopfende weicht leicht nach rechts ab, wie auch aus der Abbildung ersichtlich.

XIV. Ei von ca. $14^1/_2$ Tagen unter Salpetersäurelösung frei präparirt. Das Ei beginnt in der rechten Hornspitze und reicht bis über die Mitte des linken Hornes hinaus, seine Länge beträgt 35 cm, seine grösste Breite 2.8 mm. Da 11.5 cm auf den ovarialen und 23 cm auf den cervicalen Schenkel des Eies fallen, sitzt der schön ovale Schild excentrisch. Derselbe hat an Grösse beträchtlich zugenommen, ebenso seine Abschnürung von der Keimblase. Fig. 40. Schildlänge 1 mm, grösste Breite 612 μ.

Beiläufig am caudalen Ende seines vorderen Drittels beginnt ein etwas undeutlicher Primitivstreifen mit deutlichem aber kleinem 68 μ breitem Knoten und verliert sich 680 μ lang und 54 μ breit am hinteren Leibesende.

Ein scharf contourirter, 50 μ breiter heller Fruchthof umrahmt den Schild, selbst umschlossen von den bedeutend in die Höhe gewachsenen Amnios-

falten, deren Kante fast im Niveau der dorsalen Schildfläche steht. Die Länge der Amniosfalten beträgt hinter dem Schild 2·5 vor demselben 3 mm bei einer Breite von $1^1/_2$ mm.

Der Nabelring des ausgeschnittenen Schildes misst, auf der Bauchseite gemessen, 428 μ in der Breite und 884 μ in der Länge.

XV. Demselben Entwickelungsstadium gehört ein fast gleichaltriges, höchstens um eine Stunde älteres oder jüngeres Ei an. Länge des Eies 39·2 cm, Breite 2·5 mm. Auch dieses Ei bildete eine 5 cm lange Schlinge um einige Uterincarunkeln. Der Embryonalschild lag im linken Horne ebenfalls nicht in der Mitte des Eies, da 15·4 cm auf den ovarialen und 23·8 cm auf den cervicalen Schenkel treffen. Der etwas grössere Schild ist wenig über 1 mm lang und 750 μ breit. Er überwölbt mit seinen Seitenrändern rechts und links die Amniosfalten. Knoten und Primitivstreif sind sehr deutlich, von einer Primitivrinne ist ebensowenig etwas bei Flächenansicht zu bemerken wie bei XIV. Breite des Knotens 82 μ, Länge desselben + Primitivstreifen 748 μ, Breite des letzteren 52 μ. Breite des hellen Fruchthofes 52 μ, Breite der Amniosfalten 2 mm, Länge derselben vor dem Schild 4 mm, hinter demselben 6 mm, Breite des Nabelringes 430 μ, Länge desselben 932 μ.

Auch dieser Schild zeigt bei Verlängerung seiner Axe eine Schiefstellung zur Längsaxe des Eies, indem sein vorderes Ende nach rechts abweicht (Fig. 41).

Die, wie aus den Abbildungen ersichtlich, ziemlich constante, stets nahezu centrale oder höchstens dem cranialen Ende des Schildes etwas näher gerückte Lage des Knotens, macht eine Zunahme des Schildes durch ein überwiegend in caudaler Richtung fortschreitendes Wachsthum wahrscheinlich.

Eine Querschnittserie von 82 Schnitten à 15 μ Dicke durch Nr. XIV mag einen Einblick in die innere Gliederung dieses Entwickelungsstadiums gewähren. 13 Schnitte fallen durch die Amniosfalten vor dem Schild, 65 Schnitte (14—78) durch den Schild, 4 Schnitte fallen hinter denselben. Schon im ersten Schnitte durch die Amniosfalten fällt die bedeutende Entwickelung einer in ihrer Flächenausdehnung durch den peripheren Rand der Amniosfalten markirten von durchweg flachen epithelialen Zellen begrenzten Höhle *L*, des Cöloms auf. Leider hat sich in dem Praeparat (s. Fig. 42) eine entoblastwärts eingebuchtete Falte eingeschlichen, welche sich aber schildwärts wieder ausgleicht. Die durch das Auseinanderweichen von Ecto- und Entoblast gebildete, nun sehr geräumige Höhle, ist, wie Schnitte durch frühere Stadien ergeben, durch die Grössenzunahme der im Bereich des Mesoblasthofes entstandenen Lücken, bez. Confluenz derselben entstanden.

Letztere sind also als erste Anlagen des Cöloms zu betrachten.

Die Cölombildung beginnt demnach beim Schafe zuerst peripher vom Schilde im Gebiete des Mesoblasthofes und findet, während sie centrifugal allmählich bis in die Eienden weiterschreitet, in den einstweilen in Betracht kommenden Entwickelungsstadien ihre proximale Grenze stets in nächster Nähe des Schildrandes.

Mit der Erweiterung, bez. der Confluenz der primären Cölomlücken wird die Vertheilung der dieselben begrenzenden Mesoblastzellen eine völlig gleichmässige und ihr Charakter rein epithelial. Die netzförmige und strangförmige Zeichnung im hellen Fruchthof und der proximalen Region des Mesoblasthofes verliert sich, indem sie einer gleichmässigen Färbung der mit der weiterschreitenden Cölombildung sich erhebenden Amniosfalten Platz macht.

Der mesoblastproducirende Rand des Darmentoblastes ist nun von dem an Grösse zunehmenden Schild überwachsen worden, er liegt nicht mehr ausserhalb desselben, sondern unter dem Schildrande, stets in dessen nächster Nähe und bildet die proximale Grenze des Cöloms.

Die von dieser Stelle aus sowohl in proximaler als distaler Richtung stattfindende, schon in früheren Schnitten geschilderte Mesoblastproduction von Seite des Darmentoblastes ist nun ausserordentlich scharf markirt, denn während die in der Peripherie zur Auskleidung des Cöloms verwendeten Zellen alle epitheliales Aussehen annehmen, behalten die proximal unter dem Schild befindlichen noch den Charakter von Mesenchymzellen bei. Fig. 43, 44, 45, 48.

Die zur Begrenzung des Cöloms verwendeten Zellen hängen sonst durchweg, von den beiden primären Keimschichten durch eine sehr schmale aber scharfe Spalte getrennt, nur an dieser einen Stelle mit dem Entoblast zusammen (Figg. 43, 44, 45); der distale Abschluss derselben wird entweder durch eine einzige pyramidenförmige oft mit langem Fortsatz zwischen Ectoblast und Entoblast sich einschiebende Zelle (Fig. 46) oder durch aus 3—5 Zellen bestehende solide Stränge gebildet, wie solche schon aus früheren Serien (Figg. 24 u. 29 links) als Vorläufer des nachträglich zur Cölombekleidung verwendeten peripheren Mesoblastes zu finden waren.

Nach der ganzen Schilderung kommt die Cölombildung nicht durch Spaltung des peripheren Mesoblastes, sondern auf dem Wege von in ganz bestimmter Weise stattfindenden Zellgruppirungen und Zellverschiebungen von einer bestimmten Stelle, dem Rande des Darmentoblastes aus, zustande, wie ein Vergleich der Serien VI, VII, X und XIV in prägnanter Weise illustrirt.

Die das Cölom begrenzenden Zellen sind der gegebenen Schilderung nach zweifellos entoblastischer Herkunft.

Der unter dem Schild gelegene Darmentoblast markirt sich wieder durch seine gedrängt stehenden kugeligen Zellen gegen den Keimblasenentoblast, dessen Zellenkerne 60 bis 80 μ weit von einander entfernt liegen. (Figg. 44, 45).

Bezüglich des im Bereich des Schildes gelegenen Mesoblastes ergeben die ersten sieben Schnitte eine einschichtige, aus locker gefügten Zellen bestehende Lage (Fig. 43), welche von Schnitt 20—26 nur aus einzelnen zum Theil zweischichtigen Zellgruppen besteht, ein Zusammenhang derselben lässt sich ebensowohl mit dem Mesoblast producirenden Rande des Darmentoblastes als mit einzelnen Zellen seiner Oberfläche demonstriren, welche letztere sich an der Proliferation von Mesoblast unter dem ganzen Schilde mit Ausnahme des mesoblastfreien Bezirkes zu betheiligen scheint (Fig. 48). Im Gebiete des letzteren schiebt sich auf Schnitt 26 (Fig. 48) eine axiale 120 μ breite, 16 μ hohe Verdickung zwischen die beiden Keimschichten ein, die auf vier Schnitten wiederkehrend auf dem nächsten Schnitt in dem Knoten des Primitivstreifens übergeht. Sie entspricht also einem 60 μ langen vom Ectoblast und peripheren Mesoblast scharf getrennten Kopffortsatz,[1] dessen ventrale Abgrenzung vom Entoblast jedoch schwierig wird. Schon im ersten, den Kopffortsatz enthaltenden Schnitte fällt eine im Centrum desselben auftretende 5 μ hohe und 20 μ breite längliche quergestellte Spalte auf. Dieselbe erhält sich in wechselnder Form mit Ausnahme von Schnitt 28 auf allen Schnitten von 26—30 inclusive.

Knotenwärts nimmt der Kopffortsatz an Masse etwas zu, indem seine Breite auf 160 μ, seine Höhe auf 20 μ steigt. Auf Schnitt 30 (Fig. 49) ist der Knoten getroffen, seine Zellen hängen mit dem Ectoblast zusammen und zeigen bekannte Verhältnisse. Ueber den Knoten fällt eine sehr flache 50 μ breite und 8 μ tiefe Einbuchtung, das vorderste in diesem Praeparate auffallend seichte Ende der Primitivrinne auf. Der Darmentoblast ist zu den Seiten der ventralen Knotenfläche gut abgegrenzt, während er unter dem Knoten selbst ebenso wenig von dessen Elementen geschieden erscheint, wie im Bereiche des Kopffortsatzes. Der Canal im Kopffortsatze erreicht im Knoten sein blindes Ende, wenigsten ist er in den Schnitten nicht weiter zu verfolgen. Auch eine ventrale Oeffnung desselben am vorderen Ende ist nicht zu constatiren.

Der Knoten kehrt in drei Schnitten wieder und ist somit 45 μ lang bei 160—170 μ in der Breite und 20—30 μ in der Höhe. Er geht in caudaler Richtung in einen 100 μ breiten mit dem übrigen einschichtigen

[1] Ich behalte diese den ectoblastogenen Theil der Chordaanlage bezeichnenden Ausdruck der Kürze halber einstweilen bei, bis er durch einen passenderen verdrängt sein wird.

lockeren Mesoblast mitunter in Verbindung stehenden Primitivstreifen über, dessen Oberfläche von einer kaum bemerklichen Primitivrinne eingekerbt erscheint (s. Fig. 44).

Auf Schnitt 60 verschmilzt der Primitivstreifen mit der hinter ihm liegenden drei- bis vierschichtigen, etwas verdickten Mesoblastmasse, in deren locker angeordneten Zellen auffallend viele Kerntheilungsfiguren der oben geräusserten Ansicht, dass der Schild in diesen Entwickelungsstadien hauptsächlich in caudaler Richtung wachse, umsomehr zur Stütze gereichen, als im Bereich genannter Schnitte die Breite des Schildes schon sehr auffällig reducirt erscheint, eine Verwendung der producirten Zellen zur Ausdehnung in die Breite also nicht statt hat (Fig. 45).

Der Entoblast hängt im ganzen Verlaufe des Primitivstreifens mit demselben zusammen, ob er sich an der Production von Mesoblast in axialer Richtung betheiligt, bleibt fraglich. Schnitt 78 verlässt den Schild. Schnitt 82 tangirt das Cölom hinter dem Embryo, das hinter dem Schild im Bereich der Amnoisfalten rasch an Ausdehnung zunimmt.

Der Ectoblast im Bereich des Schildes zeigt ausser bekannten Verhältnissen nur eine leichte Abflachung seiner Convexität im Bereich des Kopffortsatzes vor dem Knoten, die später in eine rinnenförmige Einbuchtung übergeht, die erste Anlage der primären Medullarrinne (Hensen), welche auch nach meinen Erfahrungen zuerst dicht vor dem Knoten auftretend cranialwärts sich abdachend bis zum Schildrand weiterrückt. Die Dicke des Ectoblasts beträgt vor dem Knoten 32 μ, hinter demselben reducirt sie sich allmählich.

Als auffallend erwähne ich ferner die proximal vom Rande des Darmentoblastes unter dem Schild einspringenden Entoblastfalten in Fig. 45 und eine eben solche grössere in Fig. 44 *r*.

Das Bild des in den zuletzt beschriebenen Stadien am Deutlichsten ausgebildeten hellen Fruchthofes wird dadurch bedingt, dass in seiner Ausdehnung am Rande des Schildes, Figg. 43, 44, 45 bei *X*, vier einschichtige glatte Zellenlagen, nämlich der aus niedrigen Zellen bestehende Ectoblast, dann die beiden aus flachem Epithel bestehenden Mesoblastschichten und der ebenfalls aus sehr flachen Zellen bestehende Keimblasenentoblast dicht aneinander liegen, ohne dass unregelmässig an dieser Stelle liegendes Zellmaterial die früher beschriebenen netz- und strangförmigen Trübungen mehr hervorruft.

E. Eier mit ca. 2 mm grossen Embryonen, mit Primitivstreifen, Primitivrinne, primärer Medullarrinne, neurenterischem Canal. Das Cölom hat die Eienden erreicht und eine seröse Hülle vom Dottersack geschieden. Die Amnoisfalten schliessen sich.

XVI. Ei vom 15. Tage. Fig. 50, Taf. XI.

Obgleich auf beiden Eierstöcken je ein Corp. lut. sass, fand sich doch nur ein Ei im linken Horne, dessen Spitze etwas aufgetrieben erschien. Das Ei reicht von der linken Hornspitze, sich in einer 1·2 cm langen S-förmigen Biegung um eine Carunkel legend, fast bis in die Spitze des anderen Hornes, es misst 48 cm in der Länge, 3 mm in der Breite und erscheint etwas praller, weniger gefaltet als alle früher beschriebenen.

Der Embryonalschild liegt 2 cm von der inneren Mündung des Cervicalcanales entfernt, im Cavum uteri, ziemlich genau in der Mitte des Eies, sein Kopfende ist ovarialwärts gerichtet. Der Schild hat an Grösse beträchtlich zugenommen, er misst 2 mm in der Länge, $1^1/_2$ mm in der Breite, sein caudales Ende erscheint stark verjüngt, zapfenartig über den Nabelring hervorragend.

Der somit etwa birnförmig gestaltete Embryonalschild ist leicht ventral mit seinem caudalen und cranialen Ende um die Queraxe gebogen. Auf dem bei Flächenbetrachtung nicht genau messbaren Primitivstreifen senkt sich eine scharfe, in der mittleren Region etwas nach rechts ausgebogene 29 μ breite und ca. 540 μ lange Primitivrinne ein. Das craniale Ende des Primitivstreifens trägt einen etwas von ihm abgesetzten, gut markirten Knoten auf dessen Oberfläche eine tiefe Einsenkung auffällt. Ein Kopffortsatz ist bei Flächenbetrachtung nicht zu sehen. Der stark von der Keimblase abgeschnürte Schild ist von einem gut ausgebildeten hellen Fruchthof umrahmt, an dessen Peripherie die bedeutend in die Höhe gewachsenen Amnoisfalten sehr steil ansteigen; ihre periphere Grenze ist nun vollständig verwischt, da, wie genauere Praeparation ergiebt, das an Geräumigkeit bedeutend zunehmende Cölom bis in die Nähe der Eienden reicht, und somit die Abspaltung der serösen Hülle vom Dottersack fast vollendet ist. Ueber das caudale Embryonalende beginnt sich eine deutlich ausgebildete Schwanzkappe herüberzuschieben, eine Kopfkappe ist noch nicht gebildet. Nach Abtragung der serösen Hülle und des Dottersackes ergiebt die Untersuchung von der Bauchseite eine nur seicht ausgebildete Vorderdarmbucht und eine besser entwickelte 0.5 mm lange Enddarmanlage Der Nabelring ist 1.5 mm lang und 1 mm in maximo breit. Auch dieser Schild zeigt eine beträchtliche Abweichung seiner Längsaxe von der Längsaxe des Eies und zwar diesmal mit dem cervicalwärts gerichteten caudalen Ende nach rechts.

XVII. Ei ebenfalls vom 15. Tage, Fig. 51. Das Ei reicht von der linken bis in die rechte Hornspitze und beginnt mit den Carunkeln zu verkleben. Seine Länge beträgt 45·5 cm bei $4^1/_2$ mm grösster Breite. Der Schild wird von den allseitig stark emporgewachsenen Amniosfalten über-

wölbt. Das ebenfalls kegelförmige Schwanzende wird von einer weiter entwickelten Schwanzkappe überzogen, weniger das Kopfende, dessen Kappe in der Entwickelung noch zurück ist. Die Cölomhöhle reicht bis in die Eienden, die Trennung der serösen Hülle vom Dottersack ist vollendet. Letzterer hängt als schmaler zweihörniger Schlauch durch einen breiten Dottersackstiel mit dem Embryo zusammen. Der helle Fruchthof ist verschwunden. Derselbe wird mit zunehmender Abschnürung des Schildes als ein den Nabelring umgebender Saum unter den Schild einbezogen und ist somit bei Flächenbetrachtung nicht mehr wahrnehmbar.

Der 2^{mm} lange und $1^1/_2{}^{mm}$ breite Embryo zeigt im Ganzen ähnliche Verhältnisse wie der vorige. Ein Blick durch den über seinem Rücken noch offenen Amniosnabel wird zunächst durch den auffallend scharf modellirten dorsal convex vorspringenden Knoten am cranialen Ende des Primitivstreifens gefesselt, der wie ein nierenförmiger Wulst, das tief in seine Oberfläche eingesenkte vordere Ende der Primitivrinne umfasst und dieselbe scharf von einer fast bis zum cranialen Schildrand verlaufenden, etwas flacheren und breiteren Rinne, der primären Medullarrinne, absetzt. Unter letzterer deutet eine strichartige Trübung eine starkentwickelte aus Kopffortsatz + Chordaentoblast bestehende Chordaanlage, an.

Vorder- und Hinterdarm haben sich beträchtlich vertieft, namentlich der letztere. Der Nabelring misst $1 \cdot 5^{mm}$ in der Länge, 1^{mm} in der Breite.

XVIII. Fast genau so erwies sich der Schild eines ebenfalls ca. 15 Tage alten Eies, das bei $33 \cdot 3^{cm}$ Länge und 3^{mm} Breite auch von einer Hornspitze in die andere reichte. Der Schild war hier nicht centrirt, da $15 \cdot 5^{cm}$ auf den cervicalen, 17.8^{cm} auf den ovarialen Eischenkel kamen. Die Differenzirungen im Schilde decken sich mit den vom vorigen Schilde bereits angegebenen, nur sind die Amnionfalten weiter entwickelt, die Schwanzkappe misst $1^1/_2{}^{mm}$. Der Nabelring zeigt die vom vorigen Schilde notirten Grössenverhältnisse. Auch dieser Embryonalschild ist leicht ventral um seine Queraxe gebogen.

XIX. 16 Tage altes Ei. Dasselbe war so stark mit den Uterincarunkeln verklebt, dass es nicht intact ausgelöst werden konnte. Erst in der Mitte des linken Hornes macht seine Faltung einem etwas glatteren Ansehen Platz. Der Embryo (Fig. 52) ist mit dem Kopfende ovarialwärts gerichtet. Da das Amnion eben im Verschluss begriffen ist, wird die Stelle, wo der Embryo sich befindet, nur durch eine kleine trichterförmige Einziehung auf der Oberfläche der serösen Hülle markirt. Im Umkreise dieser Stelle findet sich die seröse Hülle mit kurzen soliden zottenförmigen Zellwucherungen besetzt, die sich gegen die Eienden hin an Grösse und Dichtigkeit abnehmend allmählich verlieren. Der Embryo ist $2^1/_2{}^{mm}$ lang und

1^{mm} breit. Wie man sieht hat seine Breite durch Einbiegung der Bauchplatten mit zunehmender Abschnürung vom Dottersack etwas abgenommen.

Der Embryo liegt 3^{mm} tief unter der serösen Hülle, die an der Verschlussstelle des Amnions, dem Amnionnabel, seinem Rücken etwas genähert wird. Die Verschlussstelle des Amnions liegt etwas vor der vorderen Grenze des hinteren Drittels des Embryos. Sie variirt jedoch sehr, da ich sie an gleichweit entwickelten Embryonen bald näher dem caudalen, bald näher dem cranialen Leibesende fand. Das Amnion umhüllt den Embryo sehr dicht.

Am ebenfalls leicht ventral um seine Queraxe gebogenen Embryo fällt zunächst die bedeutende Entwickelung der Rückenwülste auf. Durch die Erhebung derselben kommt es zur Bildung einer tiefeinspringenden steilen und schmalen definitiven Medullarrinne, die sich nur am Kopfende zur ersten Anlage des Gehirns, der Hirnplatte verflacht. Das Kopfende ist unsymmetrisch, da die linke Hälfte etwas breiter und massiger entwickelt ist wie die rechte. Die Medullarrinne geht nach hinten ohne scharfe Grenze in die Primitivrinne über, sie hat sich in dieser Richtung nicht nur verlängert, sondern auch so erweitert, dass der an diesem Embryo auffallend stark entwickelte Knoten in ihrem hinteren Ende Platz findet. Unter der Medullarrinne lässt sich am tingirten Embryo bei Untersuchung im durchfallenden Licht eine schöne Chordaanlage erkennen. Das hintere zapfenförmige Leibesende ragt beträchtlich über den Dottersackstiel hervor. Entsprechend der starken Abschnürung sind Vorder- und Hinterdarm in ihrer Entwickelung wesentlich fortgeschritten.

Auch dieser Embryo weicht mit dem Kopfende nach rechts von der Längsaxe des Eies ab.

Bei den drei letzten Embryonen erhellt aus den Beziehungen des Knotens in caudaler Richtung zum Primitivstreifen und der Primitivrinne und in cranialer zum Kopffortsatz und zur primären, resp. definitiven Medullarrinne, dass derselbe mit dem bei congruenten Stadien von Kaninchenembryonen zuerst von Hensen geschilderten Knoten identisch ist. Die Entwickelungs- und Bildungsgeschichte dieses Hensen'schen Knotens erhellt aus den gegebenen Schilderungen. Am Ende des Primitivstreifens, vor dem caudalen Schildrande habe ich niemals eine circumscripte knotenförmige Verdickung oder eine Gabelung der Primitivrinne, oder eine sichelartige Bildung constatiren können. Der Primitivstreifen verliert sich hier einfach in die verdickte Mesoblastmasse im kegelförmigen hinteren Leibesende.

Ich fasse die Resultate der durch beide Embryonen gelegten Quer-

schnittserien, à 15 μ Dicke pro Schnitt, zusammen um Abweichungen beider von einander nachträglich zu betonen.[1]

			Chordaanlage				
XVIII	lang	breit	dick	XVII	lang	breit	dick
	300 μ	44—100 μ	12—20 μ		525 μ	50—102 μ	40—60 μ
			Knoten				
	150 μ	140 μ	134 μ		160 μ	108 μ	80 μ
			Primitivstreifen				
	690 μ	80 μ	60 μ		975 μ	80 μ	62 μ
			Primitivrinne				
			tief				tief
	780 μ	80 μ	72 μ		835 μ	160 μ	36 μ
			Primäre Medullarrinne				
	330 μ	200 μ	40 μ		360 μ	160 μ	20 μ

Der Darmentoblast grenzt sich in der Gegend des Dottersackstieles gut vom Dottersackentoblast ab. Das genauere Verhalten dieser Region schildere ich weiter unten.

Der Darmentoblast ist in der über der Mündung des Dottersackstieles gelegenen centralen Region des Embryo am dünnsten. Er besteht hier aus einer Schichte mehr flacher 8—12 μ hoher Zellen und verdickt sich peripher sowohl in der Region des Schildrandes gegen die proximale Grenze des Cöloms, als auch in den nun wesentlich fortgeschrittenen, schon tiefe Blindsäcke darstellenden Kopf- und Enddarmanlagen, in welchen seine Zellen entweder ein einfach geschichtetes hohes Cylinderepithel, oder eine doppelt geschichtete Lage mehr rundlicher Zellen von 14—20 μ Dicke bilden. Im Bereich dieser Gegenden zeigt er auffallend viel Kerntheilungsfiguren und treibt eine ganze Menge grosser und kleiner solider und hohler, bald senkrecht, bald schief in die Darmhöhle hereinragender Sprossen und Falten, von denen ein Theil bereits frei und abgeschnürt in letzterer liegt und durch Vacuolenbildung, Blähung seiner Zellen, verwischte Contouren und Kernzerschnürung, die deutlichsten Anzeichen seiner Auflösung zur Schau trägt, Fig. 53.

Ausser im Bereich der Darmanlagen finden sich solche Entoblastsprossen, wenn auch an Grösse und Zahl reducirt, entlang einer axialen

[1] Von Serie XVII fallen 3 Schnitte vor den Schild, 4—103 durch den Schild, weitere 4 Schnitte hinter den Schild.

Von Serie XVIII fallen 2 Schnitte vor den Schild, Schnitt 4—133 fallen durch den Schild, eine Anzahl hinter denselben fallender Schnitte kommt nicht weiter in Betracht.

Entoblastverdickung, welche die vordere Partie, den entoblastogenen Theil, der Chordaanlage darstellt und in caudaler Richtung ohne deutliche Grenze in den Kopffortsatz übergeht.

Ich beschreibe deren Aufbau und topographisches Verhalten zunächst von Serie XVII, die in Färbung, Härtung und Schnittführung sehr gut gelungen ist, Figg. 53—61.

Die ersten durch den Schild gelegten Schnitte sind in beiden Serien dreischichtig. Zwischen dem darmwärts reichliche Sprossen treibenden Entoblast und dem durch einen glatten ventralen Saum begrenzten Ectoblast liegt eine in der ganzen Breite des Schildes nahezu continuirliche Mesenchymschicht von zwei bis drei Zellen Dicke, die sich bis in Schnitt 11 erhält.

In Schnitt 12 wird sie durch eine plattenartige axiale, dem Entoblast angehörige dorsale Verdickung von 44 μ Breite und 20 μ Höhe in zwei laterale Massen getheilt, welche sich nur durch ihren Mesenchymcharakter, selten durch deutliche Abgrenzung von dem epithelialen Aufbau des Chordaentoblastes differenziren. Dies Verhältniss zu den Flanken der Chordaanlage bleibt in deren ganzem Verlauf nach rückwärts das gleiche, Fig. 54. Es hat also eine Verschmelzung nicht nur des Kopffortsatzes, sondern auch der vor ihm liegenden Entoblastverdickung mit dem peripheren Mesoblast stattgefunden, die soweit sie den ersteren betrifft, in den einschlägigen Schnitten der Serie XIV noch nicht zu constatiren war. Dorsal grenzt ein feiner Spalt die Entoblastverdickung vom Ectoblast ab. Bei weiterer Verfolgung dieser Verdickung in caudaler Richtung zeigt sich, dass dieselbe an ihrer ventralen Seite gegen die Darmhöhle zu ebenfalls mitunter Sprossen treibt (Figg. 53 u. 54), ein Verhalten, das im Hinblick auf die alleinige Production solcher Sprossenbildungen von Seite des Entoblastes beweist, dass dieser Theil der Chordaanlage in der That nur als differenzirte Partie des Darmentoblastes, als Chordaentoblast, aufgefasst werden darf.

Auf Schnitt 17 biegt sich der bisher flache Chordaentoblast zu einer dorsal convexen ventral offenen Rinne ein, die durch das Zusammenrücken der Abbiegungsstellen vom Darmentoblast sich zu einem Canal zu schliessen beginnt, der aber auf den folgenden Schnitten wieder als ventral deutlich geöffnete Rinne mit der Darmhöhle communicirt und sich auf Schnitt 19 sogar wieder zu einer flachen Platte aufbiegt, welche sich durch die sie aufbauenden Cylinderzellen scharf gegen die mehr flachen Zellen des Darmentoblastes absetzt. Im ganzen bisher geschilderten Verlaufe treten bald am Rande der Chordaplatte bald unter ihrer Medianlinie die erwähnten Sprossen ab, ein Verhalten das in Fig. 54 dargestellt ist. Auffallenderweise hat sich aber die Chordaanlage nicht nur in caudaler Richtung wieder zu einer Platte aufgebogen, sondern sogar ihre weiter cranialwärts geschil-

derte Schichtung aus zwei Zellenlagen auf eine einzige Zellenlage reducirt, ein Verhalten das bis auf Schnitt 25, in welchem die Chordaanlage durch starke dorsale Faltung wieder canalartigen Querschnitt zeigt, sich erhält. Der Querschnitt der Chordaanlage vergrössert sich nun und steigt auf 100 μ Breite, die ihn zusammensetzenden Cylinderzellen messen 12 μ in der Höhe. In 27 und 28 öffnet sich der kaum geschlossene Canal wieder ventral und in 29 und 30, welch' letzterer Schnitt in Fig. 56 abgebildet ist, macht sich am linken Rande der Chordaanlage eine schief in ventraler Richtung vorspringende Wulstung bemerklich, von welcher aus in Schnitt 30 ein sehr feiner fadenartiger Fortsatz unter der Chordaplatte weg und nach rechts zum Darmentoblast führt, in dessen proximalste Spindelzelle er übergeht. Diese ausserordentlich dünne, unter der Chorda hinziehende Entoblastbrücke fehlt in Schnitt 31, während sich die Verdickung, mit welcher sie zusammenhing, vom Entoblast abgelöst hat und frei in der Darmhöhle liegt. Auf Schnitt 34, (Fig. 57) zieht sich der Entoblast als continuirliche Spindelzellenlage unter der wieder zum Canal gewordenen Chordaanlage hin, und erhält sich so in Schnitt 35, in welchem der Canal in eine stark abgeschnürte Rinne mit zwei durch eine Falte getrennte Lichtungen umgewandelt ist. Diese Lichtungen confluiren in Schnitt 36 wieder zu einer, welche sich bis 39 erhält, um sich abermals darmwärts zu eröffnen, wobei der bisher geschlossene, unter der Chordaanlage hinziehende Entoblast scheinbar in die Ränder des Chordaentoblastes übergeht, s. Fig. 58. Dieser letztere ist allmählich wieder dicker, dreischichtig geworden. Auf dem nächsten Schnitt wird die Spalte wieder durch Entoblast geschlossen, der nun in caudaler Richtung von dieser Stelle ab als ein völlig continuirliches einschichtiges, mitunter sogar ziemlich gut dorsal abgegrenztes Blatt unter der Chordaanlage hinzieht, s. Figg. 59 und 60. Merkwürdigerweise finden sich in Schnitt 41 drei und in 42 sogar vier sehr enge 4—6 μ messende Lichtungen in der Chorda.

Schnitt 43 zeigt letztere bedeutend verdickt, 132 μ — Ecto- und Entoblast mussten als nicht gut abgrenzbar mitgemessen werden — hoch und 120 μ breit, die in ihr wahrnehmbare Lichtung ist 8 μ breit und 4 μ hoch. Nachdem die in den vorhergehenden Schnitten scharfe dorsale Abgrenzung der oberen Canalwand vom Ectoblast in Schnitt 40 schon undeutlich geworden war, lässt sich auf Schnitt 41—50 ihre Herkunft aus dem Ectoblast leicht erkennen. Diese Schnitte fallen also durch den Knoten. Die in Schnitt 44 Fig. 59 etwas seitlich nach rechts, in 45, s. Fig. 60, völlig central gelegene enge und leicht schief gestellte Spalte führt auf Schnitt 46 Fig. 61 in eine ebenfalls genau centrale mandelförmige kleine Höhle, die sich dorsal in einen 4 μ breiten und 16 μ langen, in der Mitte der Knotenoberfläche mit trichterförmiger Oeffnung ausmündenden Canal fortsetzt.

Paust man Querschnitt 45 und 46 durch feines Papier, so deckt sich beim Aufeinanderlegen der Bilder die Spalte in 45 mit der Höhle in 46, s. Figg. 60 und 61. Diese tiefe und enge Ectoblasteinbuchtung findet sich auch noch auf Schnitt 47; sie verseichtet und verbreitert sich allmählich auf den folgenden, schon durch den Primitivstseifen fallenden Schnitten zum Primitivrinnenquerschnitt.

Es verbindet also in diesem Entwickelungsstadium ein auf der Knotenoberfläche sich einsenkender, den Kopffortsatz des Primitivstreifens durchsetzender Canal, wenigstens auf kurze Zeit, die Darmhöhle mit der später in die Bildung des Medullarrohres einbezogenen Knotenoberfläche des Primitivstreifens und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass derselbe den zuerst von Gasser bei der Gans entdeckten, dann von Balfour[1] bei der Eidechse gefundenen und von Strahl näher beschriebenen, auch beim Säuger vielfach vermutheten neurenterischen Canal darstellt, dessen Existenz somit auch für die Säugethiere erwiesen ist.

Sucht man sich aus den geschilderten Schnitten an der Hand der Abbildungen die körperlichen Verhältnisse der Chordaanlage zu construiren, so ergiebt sich Folgendes.

Die einfache enge dorsale Mündung des neurenterischen Canals entspricht genau dem durch die Primitivgrube markirten vorderen tiefsten Ende der Primitivrinne. Ventral finden sich dagegen vier wechselnd grosse hinter einander liegende spaltartige Oeffnungen des Canals.

Zwischen denselben ist die Chordaanlage von Entoblast unterwachsen indem letzterer entweder als feine kernlose Membran (Fig. 56) oder als einfache Zellenlage (Fig. 57) unter der Chordaanlage hinzieht. Hinter der letzten Oeffnung in caudaler Richtung bildet der Entoblast ein continuirlich geschlossenes Blatt. Vor der am meisten cranialwärts gelegenen Oeffnung ist der Entoblast plattenartig verdickt und verschmilzt ohne nachweisbare Grenze mit dem die vordere bez. obere Canalwand bildenden Mesoblast des Kopffortsatzes.

---

[1] In einer vorläufigen Mittheilung meiner Resultate in den Publicationen der hiesigen Gesellschaft für Morphologie und Physiologie — publicirt im ärztlichen *Intelligenzblatt*, November 1883 — habe ich irrigerweise die Entdeckung des neurenterischen Canals bei der Eidechse Strahl zugeschrieben. In derselben Sitzung wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass Heape im *Quarterly-Journal*, Juliheft, diesen Canal bereits vom Maulwurf beschrieben habe. Ich selbst sah den neurenterischen Canal in der geschilderten Serie zuerst am 6. October und demonstrirte ihn mehreren Fachgenossen ohne Heapes Arbeit zu kennen. Unsere unabhängig von einander gewonnenen und wie ich nachträglich sah, in der Hauptsache übereinstimmenden Resultate, können dadurch, dass sie an verschiedene Typen erhalten wurden, nur an Bedeutung gewinnen.

Das sehr auffallende Vorkommen von mehreren Lichtungen in der Chordaanlage scheint mir durch gegen die Lichtung vorspringende Falten der Canalwand bedingt zu sein.

Ohne einstweilen weiter auf die schwierigen Verhältnisse der Chordaentwickelung einzugehen, wende ich mich zur Beschreibung des Mesoblastes.

Wie schon erwähnt findet sich Mesoblast im ganzen Bereich des Schildes und wird derselbe nur in der vorderen Schildregion durch den hier auftretenden Chordaentoblast in zwei laterale Massen getheilt, die jedoch mit den Flanken des Chordaentoblastes, des Kopffortsatzes und weiter nach rückwärts des Knotens und Primitivstreifens ohne scharfe Grenze zusammenhängend sich nur durch den Mesenchymcharakter in Form und Anordnung ihrer Zellen von den epitheliales Aussehen beibehaltenden Zellmassen des axialen Mesoblastes unterscheiden. Die ganze periphere Mesoblastmasse besteht aus dicht gedrängten meist dreischichtig angeordneten unregelmässig gestalteten Zellen und reicht bis zum Schildrand, wo sie die proximale Begrenzung des Cöloms bildet. Den beiden primären Keimschichten gegenüber zeigt nun die ganze unter dem Schild gelegene Mesoblastmasse eine gewisse Selbständigkeit und ist, den Knoten und Primitivstreifen ausgenommen, vom Ectoblast durchweg gut abgegrenzt und nur durch dünne fadenartige Ausläufer ihrer Zellen mit der ventralen völlig glatten Ectoblastfläche verlöthet. Mit dem Entoblast dagegen steht der Mesoblast noch in innigeren Beziehungen. Genauere Untersuchung zeigt, dass die ganze dorsale Entoblastoberfläche vielleicht mit alleiniger Ausnahme der vom Knoten und Primitivstreifen nicht abgrenzbaren axialen Partie noch deutliche Spuren von Mesoblastproduction erkennen lässt, welche namentlich im kegelförmig verjüngten caudalen Leibesende des Embryo in hervorragender Weise stattzufinden scheint, da hier die Entoblastzellen geschichtet und mit dem Mesoblast zusammenhängend auffallend reichliche Kerntheilungsfiguren aufweisen. In dieser Region wird überhaupt das Gefüge des Mesoblastes lockerer und während seine Breite entsprechend der Reduction der Schildbreite in caudaler Richtung rasch abnimmt, wird er nicht unwesentlich dicker, indem er im Vergleich zu der im Bereich des Knotens geschilderten dreifachen Schichtung jetzt 4—5 Zellenkerne übereinander zeigt, s. Fig. 55.

Im ganzen Bereich des Mesoblastes unter dem Schilde findet sich mit Ausnahme der in Fig. 53 rechts den Eindruck einer Spaltung machenden Zellanordnung nirgends die geringste Spur einer Sonderung in ein viscerales und parietales Blatt. Die da und dort, s. Fig. 53 und 54, bemerklichen spärlichen und ganz unregelmässigen Lücken haben als nur vorübergehende Bildungen in dieser Hinsicht nicht die geringste Bedeutung. Das Cölom reicht nur bis an den Schildrand. Hier steigt seine parietale ein-

schichtige, durch flache Zellen gebildete Lage an den Ectoblastfalten in die Höhe und betheiligt sich so an der Bildung der Amniosfalten, während das viscerale, aus eben solchen Zellen bestehende Blatt, auf dem Dottersackentoblast liegen bleibt. Auf die zu dieser Zeit der Entwickelung auf dem Dottersack und an den Amniosfalten beginnende Gefässbildung komme ich weiter unten zurück. In der hinteren Embryonalregion, s. Fig. 55, sind die die Cölomspalte begrenzenden Mesoblastzellen sowohl im parietalen als visceralen Blatt in geringer Ausdehnung mehr cylindrisch gestaltet, in ersterem linkerseits sogar geschichtet. Diese Verhältnisse verwischen sich aber in cranialer Richtung.

Der Ectoblast zeigt nur bekanntes Verhalten: Eine in caudaler Richtung sich allmählich reducirende Primitivrinne, die auffallender Weise, wie ein Blick auf die vorstehende Tabelle zeigt, fast um $^1/_{10}$ mm länger ist als der Primitivstreifen, dessen hinteres Ende, ohne deutliche Grenze in die im hinteren Leibesende beschriebene Mesoblastverdickung übergeht. Ventralwärts ist der Ectoblast mit Ausnahme des Primitivstreifens und Knotens durch einen feinen scharfen Saum, den Querschnitt von Hensen's Membrana prima scharf gegen den peripheren Mesoblast, den Kopffortsatz und den Chordaentoblast abgegrenzt. Die Dicke des Ectoblastes beträgt vor und hinter dem Knoten 32—40 μ und bleibt sich, bei allmählich in caudaler Richtung eintretender Reduction seiner Breite und seitlicher Verdünnung, Fig. 55, in der medialen Gegend ziemlich gleich.

Auf Schnitt 11 durch das craniale Schildende erscheint eine flache rinnenförmige Einbuchtung des dorsalen Ectoblastcontours, die in caudaler Richtung an Breite und Tiefe zunimmt und dem Querschnitte der primären Medullarrinne entspricht. (Fig. 53). Dieselbe beginnt dicht vor dem Knoten und verseichtet in cranialer Richtung ohne den vorderen Schildrand zu erreichen. Im Bereiche der primären Medullarrinne reducirt sich der Ectoblast auf eine Dicke von 20 μ und zwei, respective nur eine Zellschicht, deren Kerne dann alternirend gestellt sind. (Fig. 56). Dicht hinter dem vor dem Knoten gelegenen caudalen Ende wird der Grund der primären Medullarrinne durch den Kopffortsatz des Primitivstreifens und den Knoten in axialer Richtung convex vorgewölbt. Fig. 57.

Der Ectoblast stülpt sich deutlich in die dorsale Mündung des neurenterischen Canales ein. Fig. 61.

Serie XVIII zeigt mit Ausnahme der etwas längeren Chordaanlage, die zugleich wenig breiter aber beträchtlich dicker geworden ist, noch folgende erwähnenswerthe Abweichungen.

Eine dorsale offene Mündung des Chordacanales ist nicht mehr nachweisbar, derselbe endigt jetzt blind im Knoten unter und vor dem Grunde

des vorderen Primitivrinnenendes. Dagegen finden sich fünf ventrale spaltenförmige Oeffnungen des Chordacanales darmhöhlenwärts. Im Querschnitte der Chordaanlage lassen sich nie mehr als ein bis zwei Lichtungsquerschnitte des Canales nachweisen. Die Chordaanlage zeigt namentlich nahe vor dem Knoten einen auffallend viereckigen fast quadratischen Querschnitt. Die Betheiligung des Entoblastes am Aufbau der Chorda ist genau dem in der vorigen Serie geschilderten gleich.

Primitivstreifen und Primitivrinne haben an Länge etwas zugenommen, letztere ist doppelt so breit, aber nur halb so tief wie in der vorigen Serie. Der Knoten ist etwas länger aber beträchtlich schmäler und dünner. Die primäre Medullarrinne hat an Länge in caudaler Richtung zugenommen aber ihre Tiefe und Breite sind reducirt. Ihr hinteres verbreitertes Ende ist nicht mehr scharf vom Knoten abgesetzt, sondern schickt sich an, den letzteren in sich aufzunehmen und in die Primitivrinnenränder überzugehen.

In Serie XIX ist an Stelle der primären Medullarrinne die definitive Medullarfurche getreten. Es ist wegen ihres allmählichen Ueberganges in cranialer Richtung in die flache und breite Hirnanlage und in caudaler Richtung in die Primitivrinne nicht möglich, ihr genaues Längenmaass anzugeben. Approximativ beträgt ihre Länge ca. 650 μ bei 400 μ grösster Breite und 220 μ grösster Tiefe.

Auch die Länge des Primitivstreifens kann, da dessen caudales Ende sich ohne Grenze in die lockere, im kegelförmigen Leibesende gelegene Mesoblastmasse verliert, nicht genau gemessen werden. Sie mag ungefähr 850 μ betragen bei 60 μ Breite und 56 μ Dicke. Die Primitivrinne ist beiläufig 670 μ lang, 80 — 120 μ breit und 24 — 60 μ tief. Der Knoten misst 120 μ in der Länge, 108 in der Breite und 140 in der Dicke. Die vor demselben gelegene Chordaanlage ist 480 μ lang, 80—106 μ breit und 24—104 μ dick.

Das Verhalten des Darmentoblastes deckt sich mit dem in den beiden letzten Serien beschriebenen, nur fehlen die dort im Bereich der Kopf- und Enddarmanlage geschilderten Sprossen und Abschnürungen. Der Enddarm reicht tief in das hintere Leibesende hinein und sein kreisrunder Querschnitt ist mit schönem Cylinderepithel bekleidet. Der Chordaentoblast markirt sich auf dem 24. Schnitte durch den Schild und verschmilzt, nachdem er die Form einer scharf rechteckigen dorsalen Entoblastausbiegung angenommen und auf einigen Schnitten beibehalten hat, in caudaler Richtung mit dem Kopffortsatz des Primitivstreifens.

Der die Chordaanlage durchsetzende Canal communicirt durch drei wechselnd lange Spalten mit der Darmhöhle. Zwischen den Spalten zieht verdünnter Entoblast, etwa wie in Fig. 56, unter der Canallichtung weg.

um sich aber zu beiden Seiten wieder symmetrisch zu verdicken. Im Bereich der am meisten caudal gelegenen ventralen Oeffnung des Chordacanals scheint der Entoblast, zu beiden Seiten scharf abgesetzt, aufzuhören. Vom 41. Schnitt an unterwächst er die Chordaanlage und bildet nun wieder ein völlig continuirliches Blatt.

Eine dorsale Mündung des Chordacanales ist nicht mit Sicherheit zu constatiren, eine auf drei Schnitten vorhandene sehr enge und tiefe Einbuchtung des vorderen Endes der Primitivrinne scheint jedoch auf die Existenz einer solchen hinzudeuten.

Es finden sich höchstens zwei Canalquerschnitte im Querschnitte der Chordaanlage. Auf den ersten durch das vordere Leibesende gelegten Schnitten fällt vor Allem das Fehlen des Mesoblastes in der Axe auf. Er bildet nicht mehr wie in den beiden letzten Serien eine zwischen den beiden primären Keimschichten befindliche continuirliche Lage, sondern wird durch die seichte, ventral vorgebuchtete Hirnplatte und die Medullarfurche, da beide mit ihrem Grunde dem Entoblast direct aufliegen, in zwei laterale Partien getrennt. Fig. 62. Dieses Verhalten findet sich in der ganzen prächordalen Embryonalregion. Von den Flanken der epithelialen Chordaanlage grenzt sich der laterale Mesoblast noch immer mehr durch seinen Mesenchymbau als durch scharfe örtliche Trennung ab; mit den Seiten des Knotens und Primitivstreifens hängt er untrennbar zusammen.

Das Cölom hält noch seine proximale Grenze am Schildrande ein. Das Verhalten des peripher von dieser Stelle in ein viscerales und parietales Blatt getheilten Mesoblastes bespreche ich weiter unten. Die bedeutende Entwickelung der Rückenwülste hinter der Hirnplatte lässt schon bei Flächenbetrachtung auf eine in caudaler Richtung stattfindende nicht unbeträchtliche Mesoblastverdickung schliessen, eine Vermuthung, welche sich durch die Prüfung der Schnittserie von diesem Gesichtspunkte aus völlig bestätigt. Die Dicke des Mesoblastes steigt von 32 μ — Schnitt 32 im Beginn der Medullarfurche auf 72 μ — Schnitt 66 hinter dem Knoten — und 100 μ — Schnitt 82 beiläufig der vordere Rand des Amniosnabels —, um sich dann in caudaler Richtung nur wenig mehr zu reduciren.

Ueber den Ectoblast und sein Verhalten zum axialen und peripheren Mesoblast ist nichts Neues zu verzeichnen, da ja die in ihm vor sich gegangenen und in der Bildung der Medullarfurche und Hirnanlage bestehenden Veränderungen schon besprochen und auf Mesoblastverdickungen zurückgeführt worden sind. Beiläufig in der Mitte der Medullarfurche findet sich noch eine durch mehrere Schnitte reichende Andeutung der primären Medullarrinne in Form einer 20 μ breiten und 24 μ tiefen im Grunde der Medullarfurche gelegenen Ausbuchtung. In caudaler Richtung setzt sich die Medullarrinne direct in die stark verbreiterte und vertiefte Primi-

tivrinne fort, die ohne zu verschwinden mit in die Medullarfurchenbildung einbezogen wird.

Die schon bei Flächenbetrachtung auffallende Assymetrie in den beiden Hälften der Hirnanlage und der ihr nächsten Partie der Medullarfurche spricht sich im Querschnitt noch auffallender aus. Fig. 62.

Das Verhalten des Dottersackentoblastes ist in den drei letzten Serien ein völlig gleiches. Am Schildrande, resp. am Rande der vorderen und hinteren Darmpforte grenzt sich derselbe gegen die mehr rundlichen oder schon cylindrischen Zellen der Darmanlage durch seine flachen Zellen in ziemlich auffallender Weise ab. Diese flachen Zellen bilden im ganzen Bereiche des Dottersackes eine glatte einschichtige Lage.

Nur in Serie XVII finden sich, wie ein Blick auf Fig. 54 zeigt, auch am Dottersackentoblast ähnliche Zellsprossen, wie solche in dieser Serie am Darmentoblast auffielen. Sie scheinen jedoch nach einer Art Eröffnung von der dorsalen Entoblastseite her nach vorübergehender Umwandlung in kleine prominente Falten sich auszugleichen. Eine Abschnürung derselben findet jedenfalls nicht statt, denn ich konnte in der ganzen Serie keinen zelligen Dottersackinhalt finden. In den beiden anderen Serien fehlten sie vollständig. Mit Ausnahme dieser, wie es scheint, vorübergehenden und keineswegs regelmässig auftretenden Bildungen, bez. der aus ihnen hervorgehenden und sich nachträglich ausgleichenden Fältchen, erscheint die ganze Innenfläche des Dottersackes glatt. Die flachen auf Querschnitten epithelartigen Entoblastzellen besitzen bei Flächenansicht noch Sternform. Im Gegensatz zum continuirlichen und theilweise geschichteten Darmentoblast stellt also der Dottersackentoblast eine Art netzförmiger durchweg einschichtiger Membran dar.

Wichtiger als diese Verhältnisse sind die zunächst nur in der Nachbarschaft des Schildes auf dem Dottersack und den Amnoisfalten platzgreifenden ersten Anlagen der Blutgefässe.

Das Cölom erstreckt sich jetzt am Schildrande beginnend bis in die Eispitzen, Dottersack und seröse Hülle sind durch dasselbe nun völlig von einander geschieden.

Das parietale und viscerale Blatt des peripheren Mesoblastes wurden in Serie XIV als je eine einschichtige, aus flachen Zellen bestehende Lage geschildert, die dem Ectoblast und Dottersackentoblast dicht anliege, jedoch nirgends mit ihm verwachsen sei. In der Peripherie gingen beide Blätter durch eine Schlusszelle oder einen Schlusszellenstrang in einander über. Fig. 44, 45, 46. Mit der weiterschreitenden Ausdehnung des Cöloms müssen nun diese peripheren Partieen des visceralen und parietalen Mesoblastblattes aufeinandertreffen und nach Verschmelzung ihrer respectiven Zellen und Dehiscenz der Verlöthungsstelle sich in der Weise von einander trennen,



dass die Zellen der beiden visceralen und der parietalen Blätter je mit einander in Zusammenhang bleibend definitiv entweder den Dottersackentoblast oder die Innenfläche der ectoblastischen Amniosfalten überziehen, wodurch dann die völlige Abspaltung der serösen Hülle vom Dottersack vollzogen wäre. Diese Abspaltung fällt nach meinen Erfahrungen zeitlich so ziemlich mit dem Amniosverschluss zusammen, und während sie in den Eispitzen eine völlige ist, bleibt die dem Embryo abgekehrte, ursprünglich dem vegetativen Pol der Keimblase entsprechende Fläche des Dottersackes noch längere Zeit mit der serösen Hülle verklebt. Dadurch kommt der an einem zu dieser Zeit noch ziemlich kurzen Dottersackstiel hängende Embryo tief ins Innere der serösen Hülle zu liegen, während er mit letzterer, wie sich später zeigen wird, durch einen ganz auffallend langen Amniosnabelstrang einige Zeit in Verbindung bleibt.

Wenn nun das Cölom bis in die Eispitze reicht, tritt eine wichtige Aenderung in dem Verhalten des visceralen und parietalen Mesoblastes zu seiner Unterlage ein. Die Zellen beider Mesoblastblätter beginnen nämlich zuerst nur in der proximalen Cölomregion in der Nachbarschaft des Embryo da und dort in gewissen Abständen feine Sprossen gegen den Dottersackentoblast und die den Amniosfalten zugehörigen Ectoblastpartien zu treiben und dadurch in festere Verbindung mit ihrer Unterlage zu treten, die zwischen den Verlöthungsstellen gelegenen Zellmassen buchten sich hierbei bauchig aus. Diese Verbindung wird namentlich mit dem Dottersackentoblast dadurch eine sehr innige, dass auch seine Zellen, Figg. 53 und 54, da und dort eben solche Sprossen dem visceralen Mesoblast entgegentreiben.

Dagegen ist an den Amniosfalten, bez. dem in Serie XIX den Embryo schon dicht überziehenden geschlossenen Amnion, das parietale Mesoblastblatt allein an dieser Lückenbildung betheiligt. Figg. 53, 54. Die in Fig. 55 bei g dem Ectoblast aufsitzenden vereinzelten durch Sprossen mit dem Mesoblast verbundenen Zellen scheinen mir eher als dem Ectoblast aufgeklebte Mesoblastzellen als eine ectoblastogene Production zu sein.

Ein allenfallsiger Zweifel an der Blutgefässenatur dieser Lücken lässt sich durch den in späteren Entwickelungsstadien leicht zu erbringenden Nachweis von Blutkörpern in denselben beseitigen.

Die erste Anlage der Gefässe findet also zuerst in der proximalen Cölomregion ausserhalb des Embryo und zwar in beiden Mesoblastblättern gleichzeitig statt, um sich von hier in peripherer Richtung auszudehnen. Der Amniosnabelstrang wird dabei nicht überschritten. Im Embryo selbst ist noch keine Spur von Gefässanlagen nachweisbar. Recapitulirt man, dass die beiden Mesoblastblätter als entoblastogen am Rande des Darmentoblastes entstehend und in peripherer Richtung weiter

wachsend, siehe die Figuren der Serie VI, VII, X, XIV und XVII, erkannt werden konnten, so ergiebt sich die indirect entoblastische Herkunft der Blutgefässanlagen.

Die in den drei mir vorliegenden Serien durch Sprossenbildung an einzelnen Zellen bemerkliche directe Betheiligung des Dottersackentoblastes an der Bildung der Gefässlücken scheint nur vorübergehender und nebensächlicher Natur zu sein. In späteren Entwickelungsstadien haben sich die Zellenmassen des Mesoblastes durch stärkeres Einbiegen zu Röhren geschlossen, unter welcher der Entoblast als glatte, einschichtige und gut abgegrenzte Lage hinzieht. Die Gefässbildung erweist sich in der caudalen Region des Embryo stets etwas weiter fortgeschritten als in der cranialen. In der Peripherie gehen die Gefässanlagen ohne irgend welche scharfe Begrenzung in die bekannten platten Zellen des parietalen und visceralen Mesoblastes über. Die eigenthümlich spindelförmig zweizipfelige Form des Dottersackes macht es sehr schwer, auch in weiter entwickelten Eiern, wo die Gefässe schon Blut enthalten, eine einem Sinus terminalis entsprechende Bildung an der Peripherie des Gefässblattes zu finden. An den Amniosfalten macht die Gefässbildung in dem geschilderten Stadium, wie schon erwähnt, am Amniosnabel halt.

München, den 31. December 1883.

(Wird fortgesetzt.)



Tafelerklärung.

Für alle Figuren gültig sind die folgenden Bezeichnungen:

E = Ectoblast; zwischen *X—X* Ectoblast des Schildes.
E_i = Entoblast; zwischen *—* = Darmentoblast, peripher von den beiden Sternchen = Keimblasen bez. Dottersackentoblast.
Ch E_i = Chordaentoblast.
E_i *K* = Entoblastkerne.
M = Mesoblast.
M_1 = parietaler Mesoblast. *Ma* = axialer Mesoblast.
M_2 = visceraler Mesoblast.
K = Knoten, Primitivknoten.
Pg = Primitivgrube,
H F = heller Fruchthof.
P S = Primitivstreifen.
P R = Primitivrinne.
L = Lücken, Cölomlücken, Cölom.
K F = Kopffortsatz des Primitivstreifens.
A F = Amnionfalten.
Nr = Nabelring.
PrM = primäre Medullarrinne.
Mr = Medullarrinne.
A N = Amnionnabel.
A = Amnion.
H = Hirnanlage.
g = Gefässanlagen.
Sp = Entoblastsprossen.
Vd = Vorderdarm.
Ds S = Dottersackstiel.
D S = Dottersack.
S = Schild.
S H = Seröse Hülle.
N C = neurenterischer Canal.
MH = Mesoblasthof

Die hinter den Figurenzahlen stehenden römischen Ziffern correspondiren mit den römischen Ziffern, unter denen die Eier oder Embryonalschilde im Text aufgeführt sind bez. mit den von ihnen angefertigten Schnittserien.

Die hinter den römischen Ziffern stehenden arabischen Zahlen geben die Nummer des abgebildeten Schnittes an. Es wird bei jeder Serie bemerkt werden, ob sie am cranialen oder caudalen Leibesende beginnt. Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. 53, Taf. XI habe ich selbst mit der Oberhäuser'schen Camera lucida gezeichnet.[1]

Fig. 1. Ei aus einem 4 mm im Durchmesser haltenden Follikel eines 12 Tage trächtigen Schafes. Müller'sche Flüssigkeit, Haematoxylin, Eosin. V. 311.

Man sieht in dem wegen der Dünnheit des Schnittes etwas unterbrochenen Dotter die neben dem intacten Keimbläschen liegenden Nebendotterelemente.

Fig. 2. I. Ei 13 Tage nach der Begattung. 3% Salpetersäurelösung, Alkohol, Haematoxylin. V. 34.

Fig. 3. Schnitt 9 der Serie I durch den Schild von Fig. 2. Vergr. 340.

Fig. 4. II. Ei 12 Tage 2 Stunden 12 Minuten nach der Begattung in natürlicher Grösse.

Fig. 5. III. Ei 12—13 Tage nach der Begattung in natürlicher Grösse.

Fig. 6. IV. Schild eines 13 Tage alten Eies mit Mesoblasthof. V. 34. 3% Salpetersäurelösung, Haematoxylin.

[1] Die Reproduction der Zeichnungen lässt, was die Genauigkeit der einzelnen Zellcontouren anlangt, bei manchen Figuren zu wünschen übrig.

Fig. 7. V. Zwillingsei 12 Tage 1/2 Stunde nach der Begattung in natürlicher Grösse.

Fig. 8. V. Schild dieses Eies nach Färbung in Haematoxylin. Ein heller Fruchthof ist aufgetreten; die Amniosfalten beginnen sich am proximalen Rande des Mesoblasthofes zu erheben. V. 34.

Fig. 9. V. Ein Stück Ectoblast dieses Eies in 0·75% Kochsalzlösung mit zahlreichen Fetttröpfchen der Uterinmilch infiltrirt. V. 311.

Figg. 10—13. Schnitte aus Serie IV. Die Serie beginnt am cranialen Ende des Schildes. V. 210.

Fig. 10 = Schnitt 17, dicht vor dem Schild durch den Mesoblasthof gelegt, zeigt die entoblastogene Entstehung des peripherischen Mesoblastes am Rande des Darmentoblastes bei *M*.

Fig. 11 = Schnitt 28 = dem 6. Schnitt durch den Schild. Der Ectoblast des Schildes ist geschichtet. Mesoblastproduction wie in Fig. 10. Der Schnitt hat sich beim Ueberführen auf den Objectträger gedreht, man sieht somit seine hintere Fläche.

Fig. 12 = Schnitt 31 giebt den 9. Schnitt durch den Schild, der durch den mesoblastfreien Bezirk vor dem Primitivknoten fällt.

Fig. 13 = Schnitt 37 giebt den 15. Schnitt durch den Schild im Bereiche des Primitivknotens. Ueber demselben findet sich eine leichte dorsale Einbuchtung, die erste Andeutung der auftretenden Primitivgrube.

Fig. 14. VI. Schild von 13—14 Tagen nach der Begattung mit deutlichem Knoten, hellem Fruchthof und Mesoblasthof. Der Schild beginnt sich von der Keimblase schon beträchtlich abzuschnüren. 3% Salpetersäurelösung, Alkohol, Haematoxylin. V. 34.

Fig. 15. VII. Schnitt 12—13 Tage nach der Begattung mit beginnender Primitivrinnenbildung. Behandlung und Vergrösserung wie bei Fig. 14.

Figg. 16—23. Schnitte aus der Serie VI. Die Serie beginnt vor dem Kopfende des Schildes. V. 210.

Fig. 16 = Schnitt 18 geht vor dem Schild durch den Mesoblasthof.

Fig. 17 = Schnitt 24 durch den Schild vor dem mesoblastfreien Bezirk.

Fig. 18 = Schnitt 29 durch den mesoblastfreien Bezirk.

Fig. 19 = Schnitt 37 durch das schmale craniale Knotenende.

Fig. 20 = Schnitt 39 durch den Knoten V. 340. Eine Primitivgrube fehlt allen in Betracht kommenden Schnitten dieser Serie.

Fig. 21 = Schnitt 42 ebenfalls durch den Knoten an der Stelle seiner besten Entwickelung.

Fig. 22 = Schnitt 46, dicht hinter das caudale Knotenende fallend. Nicht ganz in der Mitte des Schildes schaltet sich noch eine einzelne Zelle aus dem Verbande der Mesoblastzellen aus.

Fig. 23 = Schnitt 65 durch den peripheren Rand des Mesoblasthofes hinter dem Schilde.

Schnitt 37, Fig. 19 und 42 Fig. 21 sind gedreht, somit mit der hinteren Fläche dem Beschauer zugekehrt.



Fig. 24. VII = Schnitt 21 durch das caudale Knotenende. Der periphere Mesoblast ist auffällend entwickelt, die beginnende Primitivrinnenbildung sehr seicht, der Schild sehr flach. V. 210.

Fig. 25. VII = Schnitt 44 durch die vordere Region des mesoblastfreien Bezirks vor dem Knoten. V. 210.

In Serie VI und VII fällt die bei *L* bemerkliche Anlage des Cöloms auf.

Figg. 26—32. Schnitte aus der Serie X, Taf. X. 26—32 V. 210. Fig. 33 V. 503. Figg. 34 und 25 V. 340. Die Serie beginnt hinter dem Caudalende des Schildes.

Fig. 26 = Schnitt 10 durch den Mesoblasthof hinter dem Schilde. Die Cölomlücken haben sich beträchtlich vergrössert.

Fig. 27 = Schnitt 24 entspricht dem 8. Schnitt durch den Schild, der durch das caudale Knotenende oder die Primitivstreifenlage fällt. Es ist eine seichte Primitivrinnenanlage bemerkbar.

Fig. 28 = Schnitt 38 entspricht dem 22. Schnitt durch den Schild im Bereich des Knotens. Man sieht das craniale tief und steil einspringende Ende der Primitivrinne, die ehemalige Primitivgrube.

Fig. 29 = Schnitt 40 giebt den 24. Schnitt, welcher durch das craniale Knotenende fällt. Die Primitivrinne ist verschwunden.

Fig. 30 = Schnitt 42 zeigt den 26. Schnitt durch den Schild durch den Kopffortsatz des Knotens.

Fig. 31 = Schnitt 50 entspricht dem 34. Schnitt dicht hinter den mesoblastfreien Bezirk vor dem Kopffortsatz fallend.

Fig. 32 = Schnitt 52 giebt den 36. durch den mesoblastfreien Bezirk gelegten Schnitt.

In allen Schnitten tritt die Sonderung zwischen axialem und peripherem Mesoblast, sowie die Cölombildung bei *L* prägnant zu Tage.

Fig. 33 bildet die in Fig. 30 bei *XX* markirte Region bei stärkerer Vergrösserung ab und beweist wie

Figg. 34 und **35**, welche dieselbe Region der linken und rechten Seite (*l* und *r*) aus dem nicht abgebildeten 46. Schnitte der Serie geben, die entoblastogene Mesoblastbildung am Rande des Darmentoblastes.

Fig. 36. XI a. Taf. IX. Schild mit Amniosfalten, starker Abschnürung und Nabelringbildung aus

Fig. 36 XI, einem 12 Tage $^1/_2$ Stunde altem Zwillingsei von Fig. 8. Kleinenberg'sche Picrinschwefelsäure, Alkohol, Haematoxylin. Fig. 36 a V. 34, Fig. 36 nat. Grösse.

Fig. 37. XII. Taf. XI. 12 Tage $2^1/_4$ Stunden altes Ei. 0·75 $^0/_0$ Kochsalzlösung nat. Grösse.

Fig. 38. XII. Taf. IX. Schild desselben Eies. Picrinschwefelsäure, Alkohol, Haematoxylin. V. 34. Die Amniosfalten werden spindelförmig.

Fig. 39. XIII. Taf. X. Mandelförmiger Schild aus einem 12 Tage 1 Stunde alten Ei. Picrinschwefelsäure, Alkohol, Haematoxylin. Bedeutende Entwickelung der Amniosfalten, sehr deutlicher Primitivstreifen mit scharfer Primitivrinne, leichte Abweichung des cranialen Endes der Embryonalaxe nach rechts. V. 34.

Fig. 40. XIV. Schild aus einem 14½ Tage alten Ei. 3% Salpetersäurelösung, Alkohol, Haematoxylin. V. 34. Sehr flacher ovaler Schild mit schmalem Primitivstreifen, deutlichem Hensen'schen Knoten ohne deutliche Primitivrinne. Sehr regelmässiger heller Fruchthof.

Fig 41. XV. Schild aus einem fast ebenso alten ebenso behandelten Ei. V. 34. Auch hier schneidet die lange Embryonalaxe die Längsaxe des Eies unter spitzem Winkel.

Fig. 42—49. Schnitte aus der vor dem Kopfende beginnenden Serie XIV.

Fig. 42 giebt den ersten durch die Amniosfalten vor den Schild fallenden Schnitt bei 210facher Vergrösserung. Die auf Fig. 26, in dieser Gegend vorhandenen Cölomlücken sind zu einer Cölomhöhle confluirt, die letztere auskleidenden Mesoblastzellen sind weder mit Ectoblast noch Entoblast verwachsen. Sie entstammen der am Darmentoblastrand gelegenen Productionsstelle des peripheren Mesoblastes.

Fig. 43 giebt den 18. Schnitt der Serie, den 5. Schnitt durch die Cranialregion des Schildes. Es findet sich vor dem mesoblastfreien Bezirk spärlicher peripherer Mesoblast, der nicht vom Kopffortsatz abgeleitet werden kann. Das Cölom ist zu beiden Seiten des Schildes nicht minder entwickelt als vor demselben. Fig. 42. Die Amniosfalten erheben sich. V. 89.

Fig. 44 giebt den 50. Schnitt = dem 37. Schnitt durch den Schild hinter dem Knoten. Die Primitivrinne ist sehr schmal und seicht. Es fällt die rechterseits unter den Schild einspringende aus Keimblasenentoblast und visceralem Mesoblast gebildete Falte *r* auf V. 132.

Fig. 45 giebt Schnitt 63, den 50. Schnitt durch die (caudale) Schildregion. V. 125.

Fig. 46. XIV. Distale Cölomgrenze aus Schnitt 47 durch eine Zelle mit langem Fortsatz abgeschlossen. V. 210.

Fig. 47. XIV, Taf. XI giebt die mesoblastproducirende Stelle am Darmentoblastrand an der proximalen Cölomgrenze bei 340facher Vergrösserung.

Fig. 48. XIV. zeigt im 26. Schnitt der Serie — dem 13. durch den Schild fallenden — den im Kopffortsatz des Primitivstreifens befindlichen Canal. V. 210.

Fig. 49. XIV. Man sieht in dem 30. Schnitt der Serie, im 17. durch das vordere Knotenende gelegten das blinde Ende des erwähnten Canales ohne dorsale Eröffnung in die Primitivrinne. V. 340.

Fig. 50. XVI. Schild nach Erhärtung in 3% Salpetersäurelösung und Haematoxylinfärbung aus einem 15 Tage alten Ei bei 34facher Vergrösserung. Die Amniosfalten haben sich beträchtlich erhoben, das caudale Leibesende bereits überzogen. Der Dottersack hat sich von der serösen Hülle getrennt. Der Hensen'sche Knoten mit der Primitivgrube erscheint vom Primitivstreif und der Primitivrinne etwas abgesetzt. Der Schild wird birnförmig mit zapfenartigem caudalem Ende.

Fig. 51. XVII. Schild ebenfalls vom 15. Tag, dieselbe Behandlung und Vergrösserung. Dieser Schild ist beträchtlich stärker vom Dottersack abgeschnürt. Vorder- und Hinterdarmanlage. Vor dem sehr entwickelten Hensen'schen Knoten bemerkt man die gut modellirte Anlage der primären Medullarrinne. Die Amniosfalten sind weiter entwickelt und über das kegelförmige Caudalende emporgewachsen.



Fig. 52. XIX. Embryo von 16 Tagen. V. 15. 3% Salpetersäure. Alkohol. Abbildung bei auffallendem Licht. Die seröse Hülle ist aufgerissen. Am Amniosnabel erscheint die seröse Hülle trichterförmig eingezogen. Das Amnion überzieht den tief in der serösen Hülle liegenden Embryo sehr dicht. Der Dottersack ist durch eine sehr geräumige Cölomhöhle von der serösen Hülle geschieden. Im Embryo fällt die bedeutende Entwickelung des Knotens auf, der nun im caudalen Ende der tiefen Medullarrinne liegt. Letztere geht in caudaler Richtung ohne deutliche Grenze in die Primitivrinne über und erweitert sich in cranialer Richtung zu der flachen etwas unsymmetrischen von einer schmalen Leiste eingefassten Hirnanlage. Der Embryo hat durch die mächtige Entwickelung der Rückenwülste an Dicke zu-, durch die zunehmende Abschnürung vom Dottersack und ventrale Einbiegung der Bauchplatten an Breite etwas abgenommen. Das hintere Leibesende überragt den Dottersack beträchtlich.

Figg. 53—61. Schnitte aus der am Kopfende beginnenden Serie XVII.

Fig. 53. Schnitt 14 durch den Schild. V. 125. Man sieht den seichten Querschnitt der primären Medullarrinne im Ectoblast und die beginnende Gefässbildung auf den Amniosfalten. Es findet sich Mesoblast vor der Chordaanlage streifens. Die proximale Cölomgrenze liegt am Schildrand. Der Entoblast treibt Sprossen. Ein Theil derselben liegt abgeschnürt im Vorderdarm. Auch auf dem Dottersack beginnt die Gefässbildung.

Fig. 54 = Schnitt 22 zeigt den Mesoblast in zwei laterale Massen durch den Chordaentoblast geschieden. V. 125.

Fig. 55 = Schnitt 90 durch das hintere Ende des Primitivstreifens. Der Mesoblast hat an Dicke zugenommen. Der Darmentoblast ist stark verdickt, geschichtet und setzt sich wie in der vorhergehenden Figur scharf gegen den Dottersackentoblast ab. V. 125.

Fig. 56 = Schnitt 30 durch den Chordaentoblast.

Fig. 57 = Schnitt 34 durch den Chordaentoblast.

Fig. 58 = Schnitt 39 durch den Kopffortsatz.

Fig. 59 = Schnitt 44 durch das vordere Knotenende.

Fig. 60 = Schnitt 45 durch das vordere Knotenende.

Fig. 61 = Schnitt 46 durch das craniale tief einspringende der Primitivgrube entsprechende Ende der Primitivrinne. Dorsale Mündung des neurenterischen Canals. Die sechs letzten Figuren bei 311 facher Vergrösserung.

Fig. 62. XIX. Schnitt 19 durch die vordere Region der Medullarfurche. Unter dem Grunde derselben fehlt nun der Mesobast. Der Chordaentoblast tritt erst auf weiter caudalwärts fallenden Schnitten auf. Die beiden Rückenwülste sind assymmetrisch. V. 125.

Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien,

namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius.

Von

Julius Blaue
aus Wolferode.

(Hierzu Taf. XII—XIV.)

Die Erkenntniss auf dem Forschungsgebiete der Sinnesorgane ist sowohl nach der anatomischen als nach der physiologischen Richtung in unserer Zeit wesentlich gefördert worden. Dem unermüdlichen Forschungseifer und dem Scharfsinne einer Reihe der bewährtesten Histiologen und Physiologen ist es gelungen, den Bau dieser Organe bis in die feineren Structuren zu ergründen und namentlich für das Auge die Befunde der feinsten Structur mit den optischen Gesetzen in Einklang zu bringen. Die durch vielseitige Forschung gewonnene Erkenntniss, dass das Auge ein in seinem Princip und in allen seinen Modificationen durchaus nach den Gesetzen der Optik construirtes Organ ist, hat zu einer auf den Lehren dieser physikalischen Disciplin wohlbegründeten Theorie des Sehens geführt. Es arbeiteten also Anatom und Physiolog an der Hand der physikalischen Wissenschaft, und der zum Theil durchaus mathematischen Durchbildung der Optik ist es nicht in letzter Linie zu danken, dass wir ein tieferes Verständniss vom Wesen des complicirtesten und zusammengesetztesten Sinnesorganes gewonnen haben.

In ähnlicher Weise hat uns die Vervollkommnung einer anderen physikalischen Disciplin, nämlich der Akustik, tiefe Blicke des Verständnisses in den feinen Mechanismus des Gehörorganes zu thun erlaubt. Die anatomischen Entdeckungen Corti's und Max Schultze's über den Bau des



inneren Ohres haben Helmholtz in den Stand gesetzt, die Perception des Schalles genauer zu erkennen. Die anatomischen Thatsachen stets geistvoll mit den Lehren der Akustik verknüpfend, drang er tief in die Physiologie des Gehörorganes ein und schuf sein classisches Werk „Die Lehre von den Tonempfindungen." Die grossartigen und hochinteressanten Erfolge, welche die herrlichen Früchte dieser und zahlreicher anderer Untersuchungen waren, konnten erst erzielt werden, nachdem die Akustik einen hohen Grad der Ausbildung erreicht hatte. Von dieser Seite hat man auch die Anbahnung weiterer Fortschritte in der Physiologie des Gehörorganes zu erwarten.

Auch nur annähernd gleichbedeutende Fortschritte in der Erkenntniss und dem tieferen Verständniss der bei weitem einfacheren Organe des Geruches und Geschmackes, deren Thätigkeit sich lediglich im Bereiche der chemischen Vorgänge vollzieht, erblicken zu wollen, entspricht so wenig den thatsächlichen Verhältnissen, dass wir dem gegenüber vielmehr den so geringen Umfang der Erfolge in der physiologischen Erforschung dieser Organe betonen müssen.

Diese Thatsache findet ihre sehr natürliche Erklärung in den bedingenden Ursachen. Es ist einmal die so spät erfolgte Entwickelung der Chemie Fortschritten in der physiologischen Forschung hinderlich gewesen, insofern die Chemie ein wichtiges und, von anatomischen Untersuchungen abgesehen, fast auschliessliches Forschungsmittel für die Physiologie des Geruchs- und Geschmacksorganes ist. Dieser Umstand erklärt es, warum specielle Methoden der Histiochemie und der mikrochemischen Forschung überhaupt, deren Anwendung auf so zarte Objecte wie die Sinnesepithelien jetzt noch kaum zu überwindende Schwierigkeiten bietet, mit einigem Erfolg erst in neuester Zeit angebahnt werden konnten.

Sehen wir nun aber einerseits, wie sich unser Verständniss vom Gesichtsorgane in erster Linie im Verhältniss der gründlicheren Ausbildung der Optik vervollkommnete, wie in entsprechender Weise die Fortschritte in der Akustik eine gründlichere Erkenntniss des Gehörorganes im Gefolge hatten, vergegenwärtigen wir uns auf der anderen Seite, dass die chemische Wissenschaft zur Zeit im rapidesten Aufschwunge begriffen und einer noch vor kurzer Zeit kaum geahnten Entwickelung fähig ist, so dürfen wir hoffen, dass eine ausgedehnte Anwendung der Chemie, namentlich die Einführung specieller mikrochemischer Forschungsmethoden in nicht allzuferner Zeit für die Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes nicht minder fruchtbar sein wird, als es Optik und Akustik für die Physiologie des Gesichts- und Gehörssinnes waren und noch sind.

Sind aber — so wird man fragen — die anatomischen Grundlagen nach Tiefe und Breite mit der Sicherheit erkannt, welche eine Forschung

in der bezeichneten Richtung nothwendig voraussetzt, um ihres Erfolges gewiss zu sein? Diese Frage glaube ich verneinen zu dürfen; denn ein flüchtiger Blick auf die Literatur des Gegenstandes genügt, um sich zu überzeugen, dass speciell für das Geruchsorgan der Wirbelthiere — und dies allein soll Gegenstand nachfolgender Untersuchungen sein — das anatomische Substrat nicht ausreichend nach der Tiefe, noch weniger aber nach der Breite erforscht ist. Wir können dies nicht auffallend finden, wenn wir uns erinnern, dass die mikroskopische Anatomie sich erst verhältnissmässig spät dieses Objectes bemächtigen konnte. Darin liegt der zweite und zugleich hauptsächlichste Grund dafür, dass die physiologische Erforschung des Geruchsorganes hinter derjenigen der übrigen Sinnesorgane weit zurückgeblieben ist.

Neue und fortgesetzte anatomisch-histiologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Wirbelthiere müssen der physiologischen Forschung eine breitere Grundlage schaffen. Die vorliegende kleine Arbeit mag durch Untersuchungen des Geruchsorganes von Fischen und Amphibien zur Erweiterung der anatomischen Kenntnisse einen Beitrag liefern, der auch für Fragen physiologischer Art nicht ganz unfruchtbar sein wird. Die gewonnenen Beobachtungsresultate werden zur Genüge erkennen lassen, dass die Forschung in dieser Richtung noch nicht abgeschlossen ist.

Ueber die Veranlassung zu diesen Untersuchungen habe ich mich in einer kurzen vorläufigen Mittheilung[1] hinreichend ausführlich geäussert. Beobachtungen von Eigenthümlichkeiten im Bau der Nasenschleimhaut bei Amphibien liessen auf ähnliche Befunde bei Fischen schliessen. Im Laufe der weiteren Untersuchungen bestätigte sich diese Voraussetzung vollkommen. Als das wichtigste Ergebniss konnte ich a. a. O. den Satz aussprechen, dass in der Regio olfactoria einer Anzahl von Fischen und Amphibien die von Leydig zuerst in der Haut von Knochenfischen entdeckten „becherförmigen Organe“ als Endorgane des Nervus olfactorius vorkommen. Diese Organe, welche in der Nasenschleimhaut bis dahin nicht bekannt waren, bezeichnete ich als „Geruchsknospen“, ein Name, der sich durch seine Kürze und durch die Analogie mit den Bezeichnungen „Endknospen“ und „Geschmacksknospen“ empfiehlt.



Denn wenn die von Leydig unpassend als „becherförmige“ bezeichneten Organe, soweit sie in der äusseren Haut als Endorgane von Gefühlsnerven verbreitet sind, zweckmässig „Endknospen“, soweit sie Endapparate der Geschmacksnerven sind, aber „Geschmacksknospen“ genannt werden, so fordert die Consequenz, dass dieselben Organe, wenn sie als Endapparate

[1] *Zoologischer Anzeiger.* Herausgegeben von J. V. Carus. V. Jahrg. 1882. Nr. 127. S. 657—660.



der Geruchsnerven gefunden werden, den Namen „Geruchsknospen“ erhalten. Das jenen drei Bezeichnungen gemeinschaftliche Wort „Knospe“ belehrt uns über die gleiche morphologische Dignität aller dieser Organe, während die vorgesetzten Worte „End, Geschmack, Geruch“ den Ort verrathen, an dem die Knospen gefunden werden.

Die in Aussicht genommene Untersuchung von Cottus gobio, Trachinus draco und Zeus faber führte wegen mangelhafter Conservirung des mir zu Gebote stehenden Materiales zu keinem Resultate. Dagegen konnten ausser den a. a. O. genannten Species noch Umbra Crameri, Gadus morrhua und Cottus scorpius specieller untersucht werden.

Zum grösseren Theile wurden diese Untersuchungen im zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Hrn. Geheim-Rath Prof. Dr. Leuckart, dessen freundliche Unterstützung und theilnehmendes Interesse mich in meinen Arbeiten bedeutend förderten, spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus. Nicht minder bin ich den HH. Prof. Chun, Dr. Fraisse, Dr. Hermes und Prof. Dr. Whitman zu grossem Danke verpflichtet für die Freundlichkeit, mit der sie mir zum Theil sehr werthvolles Material zur Verfügung stellten.

Als Untersuchungsmethoden wurden die für Nervenendapparate überhaupt und vornehmlich die für die Riechschleimhaut empfohlenen in Anwendung gebracht. Einheimische Fische und Amphibien wurden zum Theil im frischen Zustande untersucht. Conservirungs- und Erhärtungsflüssigkeiten waren vorzugsweise 0·5 — 0·25 procentige Lösungen von Chromsäure und Ammoniumdichromat. Die neuerdings vielfach angewendetete Pikrin-Schwefelsäure ist weniger zu empfehlen. In absolutem Alkohol abgetödtete Thiere waren stets vorzüglich conservirt, so dass die Erhärtung durch Alkohol absol. für Fälle empfohlen werden kann, in denen es sich um Anfertigung von Schnitten und Uebersichtspraeparaten der Riechschleimhaut handelt. Dagegen gelingen Isolationen der Elemente noch immer in vorzüglichster Weise durch Maceration mittelst der von Max Schultze eingeführten schwachen Lösungen von Chromsäure und Kali bichromicum. Die Beziehungen der Nervenfasern zu den Sinneszellen liessen sich an gut conservirtem Material zum Theil ohne Weiteres studiren, in vielen Fällen wurde Ueberosmiumsäure zu Hülfe genommen. Tinctionen mittelst Pikrocarmin, ammoniakalischem Carmin, Methylviolett und Hämatoxylinlösung genügten allen Anforderungen.

Bevor an die Darstellung selbst herangetreten werden kann, ist es nothwendig, Weniges über die Literatur des in Rede stehenden Gegenstandes zu sagen, um diese Abhandlung natürlich an die vorausgegangenen anzuknüpfen. Es werden dementsprechend nur diejenigen Arbeiten aus-

führlicher zu erwähnen sein, welche, wenn auch oft nur unbestimmt, auf den speciellen Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen hinweisen. Dabei wird sich gleichzeitig herausstellen, wie so in die Augen fallende histiologische Differenzirungen im Riechepithel sogar bei den Tritonen bisher unbemerkt bleiben konnten.

Die ersten Abhandlungen über das Geruchsorgan der Wirbelthiere beschränken sich naturgemäss auf den makroskopischen Bau. Da dieselben meinem Interesse ferner liegen, so erwähne ich nur Scarpa's (1)[1] umfassende Arbeit, ausgezeichnet durch Trefflichkeit der Darstellung und Gediegenheit des Inhaltes, mit dem sie die anatomische Kenntniss bereicherte. Die an fruchtbaren Gedanken reiche Biologie von Treviranus (3) enthält gleichfalls nicht wenige werthvolle, auf den anatomischen Bau des Geruchsorganes bezügliche Bemerkungen. Ferner giebt Stannius (4) zahlreiche neue Details über das Geruchsorgan; überhaupt liegen die einzelnen, das Geruchsorgan der niederen Wirbelthiere betreffenden Beobachtungen in den allgemeineren anatomischen Abhandlungen sehr zerstreut. Denn so lange man der Anatomie dieses Organes keine neue Seite abgewinnen konnte, die es einer speciellen Behandlung besonders empfohlen hätte, begnügte man sich zumeist mit gelegentlichen Beobachtungen. So blieb man längere Zeit bei der Untersuchung der gröberen Formen stehen. Denn obgleich man für den eigentlichen Sitz des Geruchssinnes in der eigenartigen, äusserst zarten und schleimigen Beschaffenheit der als Schneider'sche Membran bezeichneten Schleimhaut das Richtige gefunden und den peripherischen Verlauf der Geruchsnerven in den allgemeinen Zügen festgestellt hatte, wollte es den eifrigsten Bemühungen der Mikroskopiker nicht gelingen, dieses hinfällige Gebilde, in welches doch nunmehr der Schwerpunkt der Forschung gelegt war, ihren Zwecken dienstbar zu machen. Das Riechepithel entzog sich der mikroskopischen Beobachtung durch seine ungemeine Empfindlichkeit gegenüber den zur Zeit gehandhabten Reagentien.

Dem modernen, mikroskopirenden Zeitalter blieb die Lösung dieser schwierigen Aufgabe vorbehalten. Eckhardt und Ecker eröffnen die Reihe der besseren mikroskopischen Arbeiten über das Riechepithel. Mit Ueberwindung der angedeuteten Schwierigkeiten, besonders durch Anwendung von schwachen Chromsäurelösungen, gelang es ihnen fast gleichzeitig, die Elemente des Riechepithels zu isoliren und die ganz eigenthümlichen, langen und faserartigen Zellen zu entdecken. Eckhardt (7) fand in der Regio olfactoria des Frosches zwei scharf unterschiedene Arten von Zellen, welche wir jetzt als Stütz- und Riechzellen bezeichnen. Beide reichen von der freien Fläche des Epithels bis auf das Bindegewebe. Die eigenthümlichen,

[1] Die in ( ) eingeschlossenen Ziffern verweisen auf das am Schluss angefügte Literaturverzeichniss.

feinen und langen Wimperhaare der Epitheloberfläche schrieb er den Stützzellen zu. Er lässt es unentschieden, welche der beiden Zellenformen der Geruchsperception dienen. Ecker (8), der seine Untersuchungen an der empfindlicheren Riechschleimhaut des Menschen und einiger Säugethiere anstellte, hielt die eigentlichen Riechzellen, deren Fortsätze seiner Beobachtung entgingen, für Ersatzzellen, die indifferenten Stützzellen bezeichnete er als die Riechzellen.

Kurze Zeit hierauf veröffentlichte Max Schultze (9) seine auf Grund ausgedehnter Untersuchungen von Vertretern aller Wirbelthierklassen gewonnenen Resultate, welche ihre Geltung bis heute behaupten. Ihm gebührt das Verdienst, die Riechzellen mit aller Schärfe als solche charakterisirt und deren allgemeines Vorkommen bei allen Wirbelthieren nachgewiesen zu haben. Die gewöhnlichen Epithelzellen, d. h. Stützzellen der Säugethiere, Vögel, Reptilien und Amphibien tragen niemals Wimperhaare. Jene langen, zarten Haare sitzen den Riechzellen auf und sind als Riechhaare zu bezeichnen. An den Riechzellen beobachtete er die regelmässigen Varicositäten von spindel- oder kugelförmiger Gestalt, welche den beiden Ausläufern derselben das Ansehen einer feinsten Nervenfaser geben. Diese langen varicösen Faserzellen sind die peripherischen Enden des Riechnerven und als Riechzellen zu bezeichnen.

Gegnerische Ansichten blieben nicht aus, zudem wurden theoretische Bedenken gegen einen Zusammenhang der Nervenfasern mit Zellen epithelialer Natur laut. Allein der durch M. Schultze's Arbeit gethane Fortschritt konnte nicht beeinträchtigt werden. In seiner bekannten monographischen Abhandlung über den Bau der Nasenschleimhaut (11) konnte er die von gegnerischer Seite gemachten Einwendungen meist ohne Weiteres verwerfen, insofern sie auf unvollkommenen Untersuchungsmethoden beruhten. Zugleich wies er mit aller Entschiedenheit auf die anzuwendenden Reagentien und deren Concentrationsgrade hin. Seine in der vorausgegangenen Abhandlung ausgesprochenen Behauptungen begründet er nunmehr in glänzender Weise durch die eingehendsten Untersuchungen der Nasenschleimhaut des Hechtes, in der er die „secundären Geruchsgruben" entdeckt, und der Amphibien. Eine Bemerkung Schultze's, die erste Hindeutung auf anatomische Beziehungen zwischen Geschmacks- und Geruchsorgan, verdient besonders hervorgehoben zu werden. Er sagt S. 9 und 10 a. a. O.: „Eine andere Oertlichkeit, an welcher ein ähnliches Verhältniss wie in der Regio olfactoria vermuthet werden musste, ist die Zunge. Nach Billroth's ersten Mittheilungen über die Papillen der Froschzunge überzeugte ich mich, dass die Verhältnisse der Nervenendigung hier in der That grosse Aehnlichkeit mit denen der Regio olfactoria haben, und die auf meine Veranlassung von Dr. A. Key aus Stockholm unternommene,

mit der grössten Ausdauer zu Ende geführte Untersuchung hat bewiesen, dass auf den pilzförmigen Papillen der Froschzunge Epithelialzellen und Nervenendzellen gerade so abwechselnd vorkommen; wie Riechzellen und Epithelialzellen auf der Oberfläche der Nasenschleimhaut. Es gelang Key, den directen Zusammenhang der „„Geschmackszellen"" mit den Nervenendfäserchen zu erkennen."

Ueber die physiologische Aehnlichkeit des Geruchssinnes und des Geschmackssinnes liegen schon ältere Angaben vor. Durch F. E. Schulze (12) wird das Riechepithel nun auch in anatomische Beziehung gesetzt zu den von Leydig in der äusseren Haut (5) und in der Gaumenschleimhaut (6, 10) von Süsswasserfischen entdeckten sogenannten becherförmigen Organen, welche nunmehr als Endknospen zu bezeichnen sind. Er beobachtete, dass diese Organe solide Körper sind und Bündel sehr lang gestreckter Zellen darstellen, welche von der Cutis bis an die freie Epitheloberfläche reichen. Zwei gänzlich von einander verschiedene Arten dieser langen Zellen lassen sich unterscheiden. Die einen, in grösserer Anzahl in der Peripherie der Endknospen befindlichen, sind einfache Cylinderepithelzellen von ausserordentlicher Länge, „wie sie ähnlich z. B. in der Regio olfactoria gefunden werden." Die anderen, zahlreicher in der mittleren Partie der Organe, sind die eigentlichen Sinneszellen. „Man erkennt, dass diese Zellen mit den von Max Schultze entdeckten und beschriebenen Riechzellen, sowie mit den von Axel Key in der Froschzunge gefundenen Geschmackszellen grosse Aehnlichkeit haben." Schon M. Schultze hatte unter Hinweis auf die in Rede stehenden Untersuchungen seines Schülers auf diese Aehnlichkeit aufmerksam gemacht (11, S. 10). Verfasser kommt endlich zu dem Schlusse, dass die becherförmigen Organe, ebensowohl die der äusseren Haut als die der Gaumenschleimhaut, dem Geschmackssinne dienen.

Wenige Jahre später machten Lovén (15) und Schwalbe (13, 16) gleichzeitig die wichtige Entdeckung, dass auf der Zunge der Säugethiere jenen becherförmigen Organen ganz gleich geformte und gebaute Organe vorkommen. Sie sind von Lovén als Geschmacksknospen bezeichnet worden. Es waren somit die Geschmacksorgane der Säugethiere als morphologische Aequivalente der becherförmigen Organe oder Endknospen erkannt worden, welche sich auf der äusseren Haut und in der Mundhöhle der Fische finden; durch die Gleichheit der Sinneszellen dieser Organe mit den Riechzellen war also nunmehr auch eine greifbare morphologische Beziehung zwischen Geschmacks- und Geruchsorgan einerseits und Endknospen und Geruchsorgan andererseits constatirt. Freilich erkannte man nicht, dass diese Aehnlichkeit auf der nahen genetischen Verwandtschaft aller dieser Organe beruht, und legte deshalb nicht allzugrosses Gewicht darauf.

Bezüglich der Endknospen vervollständigte F. E. Schulze (14) seine

früheren Untersuchungen durch die weitere Mittheilung, dass den Sinneszellen derselben kleine, starre, leicht conisch sich zuspitzende Härchen oder Borsten aufsitzen; auch bei dieser Gelegenheit betont dieser Forscher wiederholt die grosse Aehnlichkeit, welche zwischen den „Geschmackszellen“ der Fische und deren Riechzellen besteht.

F. E. Schulze verdanken wir ferner die Entdeckung der Endknospen in der Mundhöhle der Batrachierlarven (19); dieselben unterscheiden sich in ihrem Bau nicht von den Endknospen der Fische. In einer weiteren Abhandlung endlich, welche die Entdeckung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien betrifft, präcisirt derselbe Forscher zuerst den Unterschied dieser Organe von den Endknospen (18).

Inzwischen hatte M. Schultze's bahnbrechende Abhandlung über den Bau der Nasenschleimhaut die verdiente allgemeine Anerkennung gefunden. Bei der wohlbegründeten Autorität des Verfassers musste sie die Richtung bestimmen, in der sich die Forschung auf diesem Gebiete fortsetzte. Aus der Untersuchung von Vertretern aller Wirbelthierklassen waren seine Resultate hervorgegangen. Die daraus zu erschliessende Thatsache, dass die Riechschleimhaut in der Wirbelthierreihe durchgehend gleichartig zusammengesetzt sei, trat in den Vordergrund und musste lediglich zur Vertiefung der weiteren Forschung führen. Da es demnach ziemlich gleichgiltig erschien, welches Wirbelthier man seinen Untersuchungen zu Grunde legte, so wählte man in der Regel das am bequemsten zu erreichende, entweder ein Säugethier oder den auch sonst so beliebten Frosch.

Babuchin (22) kennzeichnet diese Tendenz, indem er sagt, aus M. Schultze's Untersuchungen gehe hervor, dass bei allen Wirbelthieren der epitheliale Theil des Geruchsorganes nach einem und demselben Typus gebaut sei, sodass die Beschreibung der Structur dieses Theiles bei irgend einem Thiere ausreiche, um vollständig richtige Vorstellungen darüber zu gewinnen. Im Allgemeinen ist dies ja richtig; es scheint aber, als ob man sich durch derartige Erwägungen habe überreden lassen, dass nirgends in der Riechschleimhaut Differenzirungen auffallender Natur gefunden werden würden. Man versuchte darum auch nicht, der histiologischen Forschung durch das Studium noch nicht untersuchter Formen eine breitere Ausdehnung zu verschaffen, sondern man warf sich, allerdings mit dem entsprechenden Erfolge, auf die Erforschung der feineren und feinsten Structuren der das Riechepithel constituirenden Elemente. Weil man sich zu diesem Zwecke lediglich der Isolationspraeparate zu bedienen hatte, dagegen Uebersichtspraeparate vernachlässigen zu dürfen meinte, so mussten die Differenzirungen gröberer Art um so mehr der Beobachtung entgehen. Auf diese Weise nur ist es zu erklären, wie die auffallende Ungleichförmigkeit des

Riechepithels sogar beim Proteus und bei den Tritonen bisher unbekannt bleiben konnte.

Das Bestreben, das Vorkommen der Riechhärchen und die Art der Nervenendigung zu entscheiden, führte zur Entdeckung der Membrana limitans olfactoria durch v. Brunn (25). W. Krause beobachtete, dass den Stützzellen bei Säugethieren äusserst feine, erst bei 800maliger Vergrösserung erkennbare Härchen aufsitzen; diese Härchen kommen nach v. Brunn (34) auch den Amphibien zu und stehen auf der Membrana limitans.

Die übrigen, die Nasenschleimhaut behandelnden Specialarbeiten, betreffen ausschliesslich die feinste Structur derselben. Ich kann dieselben hier um so mehr ausser Betracht lassen, als sich meine Untersuchungen weniger nach dieser Richtung hin erstrecken. Vielmehr werde ich in erster Linie die innigen Beziehungen der Riechschleimhaut zu den End- und Geschmacksknospen darzustellen haben.

In Rücksicht auf die Physiologie des Geruchssinnes lag es den Anatomen näher, das Riechepithel des Menschen und der Säugethiere zum Gegenstand ihres speciellen Studiums zu machen, als sich mit dem Geruchsorgan der Fische zu beschäftigen. Da nun im normalen Zustande die Riechschleimhaut des Menschen und der Säugethiere eine gleichmässige Fläche darstellt, so war dies ein weiteres Moment, die Ansicht von der Gleichartigkeit der Regio olfactoria aller Wirbelthiere zu befestigen.

Schliesslich haben wir nur noch einer grösseren Abhandlung F. Merkel's (33) zu gedenken, welche in der umfassendsten Weise die Nervenendapparate in der Haut der Wirbelthiere behandelt und bezüglich der Endknospen und Geschmacksknospen zu einem gewissen Abschluss gelangt. Die für uns wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit sind etwa die folgenden. Am dichtesten stehen die Endknospen der Fische stets auf dem Kopfe, und zwar liegen sie hier oft genug allenthalben dicht neben einander. Für alle Endknospen und für die Geschmacksknospen der Säugethiere wurde eine Membrana limitans nachgewiesen, welche die äusseren Zellenenden mit einander verkittet und v. Brunn's Membrana limitans olfactoria entspricht. Die Gestalt der Knospen ist im Ganzen nach der Species wechselnd. Die Ganoiden und Knochenfische besitzen gleichgebaute Endknospen. Die Structur ist von F. E. Schulze (12) richtig beschrieben. Während aber bei den Knochenfischen sowohl Sinnes- als Stützzellen vom Bindegewebe bis zur Oberfläche der Knospe reichen, sind in den unvollkommener gebauten Endknospen der Plagiostomen die Stützzellen in zweifach oder mehrfach übereinander geschichteter Lage vorhanden. Die Vermehrung der Knospen geschieht durch Theilung. „Das Geschmacksorgan der Wirbelthiere ist nichts Anderes als der letzte Rest der erwähnten, bei den Fischen

über den ganzen Körper verbreiteten Tastorgane." Nur in der Mundhöhle vermisste Merkel die Endknospen bei keinem der untersuchten Fische; auf der äusseren Körperfläche fehlen dieselben bei Syngnathus, Nerophis, Mugil und Esox. Den Endknospen sowohl, wie den Nervenhügeln spricht Merkel die Vermittelung der Tastempfindung zu, nur die Geschmacksknospen der Säugethiere lässt er als wahre Geschmacksorgane gelten. Auch er unterlässt nicht auf die morphologische Uebereinstimmung zwischen Endknospen und Riechepithel hinzuweisen, indem er sagt: „Es möchte oft genug schwer fallen, isolirte Stäbchenzellen aus den Knospen von solchen aus dem Geruchsorgan zu unterscheiden." Im Uebrigen verweise ich auf die vorzügliche Arbeit dieses Autors, welche auch die Literatur über Endknospen in grosser Vollständigkeit enthält.

Die Endknospen in der äusseren Haut der Fische und die Geschmacksorgane der höheren Wirbelthiere waren morphologisch also als identische Gebilde erkannt worden. Eine physiologische Aehnlichkeit zwischen Geschmacks- und Geruchssinn hatte man längst gefunden. Aber auch für thatsächliche morphologische Beziehungen zwischen Endknospen, Geschmacksknospen und Riechepithel sind, wie wir sahen, wiederholt Stimmen laut geworden. Wenn nun wirklich Endknospen als Endorgane des Nervus olfactorius gefunden werden, so erhalten jene bisher nur unbestimmt gehaltenen Aeusserungen die erwünschte Ergänzung und eine tiefere Bedeutung.

I. Fische.

Wenige Fische sind überhaupt specieller auf den Bau der Nasenschleimhaut untersucht worden. Auch hier werden nur die durch den Besitz von Geruchsknospen ein besonderes Interesse darbietenden Species eingehender behandelt werden.

Von den in unseren Süsswässern lebenden Fischen waren mir nur wenige, von Seefischen eine verhältnissmässig verschwindend kleine Anzahl erreichbar. Es finden sich darunter mehrere, welche die Geruchsknospen besitzen, während einige andere durch gewisse Merkmale erkennen lassen, dass sie den Bau ihrer Nasenschleimhaut von jenem niederen Zustande ableiten, d. h. denselben nur bis zu einem gewissen Grade überwunden haben. Die Mehrzahl aber der untersuchten Fische besitzt jene gleichförmige Structur der Riechschleimhaut, welche man bisher allgemein als die normale und durchgängig ausgebildete betrachtet hat.

Wenn man eine morphologische Beziehung zwischen Geruchsorganen und niederen Sinnesorganen der äusseren Körperhaut bei Fischen und Amphibien zu constatiren hat, so darf man erwarten, dass dieselbe bei den

Fischen reiner und unmittelbarer ausgeprägt sei als bei den durch höhere Organisation sich von ihnen entfernenden Amphibien. Dem ist in der That so. Denn einige der untersuchten Formen besitzen eine Regio olfactoria, welche sich ausserordentlich wenig von der mit Endknospen ausgestatteten Epidermis unterscheidet. Das gilt namentlich für die Nasenschleimhaut von

Belone.

Die mit unbewaffnetem Auge wahrnehmbaren Formverhältnisse des Geruchsorganes beanspruchen zunächst die Aufmerksamkeit, insofern sie in naher Beziehung zu der eigenthümlichen Beschaffenheit des Riechepithels zu stehen scheinen. Der erste und unmittelbarste Eindruck, den die Betrachtung des Organes hervorruft, ist der eines unfertigen, eines in der Entwickelung zurückgebliebenen Gebildes. In der That weisen sowohl die makroskopischen als die mikroskopischen Befunde darauf hin, dass die Eigenthümlichkeit im vorliegenden Falle durch die Annahme einer Hemmungsbildung ihre Erklärung finden dürfte.

Die Nasengruben sind flache Vertiefungen mit nur einer sehr weiten Oeffnung. Im Grunde erhebt sich eine einzige Riechschleimhautfalte von angemessener Grösse. Dieselbe steht senkrecht zur Längsaxe des Körpers und ragt etwas über die Ränder der flachen Grube empor (Fig. 3, Taf. XII).

Erinnern wir uns, dass die normal gebildeten Geruchsgruben der Fische mit einer vorderen und einer hinteren Oeffnung versehen sind, und dass dieselben während ihrer ontogenetischen Entwickelung einmal flache Gruben mit einfacher Oeffnung darstellen, so dürfen wir jene besondere Form der Nase von Belone mit diesem Stadium vergleichen, welches bei den meisten Fischen ein vorübergehender Entwickelungszustand ist. Diese Auffassung erhält ihre Bestätigung durch den eigenthümlichen Bau der Riechschleimhaut, deren mikroskopische Betrachtung einen primitiven Charakter erkennen lässt, wenn wir — was wir doch müssen — den durch Geruchsknospen repräsentirten Bau als einen primären und niederen gelten lassen.

Um nun diesen histiologischen Bau der Riechschleimhaut selbst näher kennen zu lernen, betrachten wir die Falte in toto bei stärkerer Vergrösserung, sodass wir eine Ansicht von der Oberfläche des in situ befindlichen Epithels erhalten. Die Fig. 1 der Taf. XII giebt ein Bild eines sehr kleinen Theiles dieser Flächenansicht. Das Epithel, von der Beschaffenheit eines gewöhnlichen Deckepithels, ist von meist kreisrunden Oeffnungen durchbrochen (*a*, Fig. 1); die Zahl derselben ist eine ausserordentlich grosse in Folge der Kleinheit und der geringen Entfernungen dieser Oeffnungen unter einander. Ihr Durchmesser und ihr gegenseitiger Abstand variiren

innerhalb geringer Grenzen. Diese Oeffnungen sind über die ganze Fläche der Falte verbreitet, ohne jedoch mit ganz scharfer Grenze an der Uebergangsstelle der Falte in die basale Fläche zu verschwinden. Sie sind vielmehr, ihren gegenseitigen Abstand etwas erweiternd, noch über die Falte hinaus im Grunde der Geruchsgrube zu finden. Diese Oeffnungen, den Pori der Geschmacksknospen auch in der Grösse vergleichbar, durchsetzen nur die äusserste Partie der Epithelschicht, ihren basalen Abschluss erhalten sie durch das peripherische Ende je einer Geruchsknospe, wovon man sich schon an Flächenpraeparaten unterrichtet.

Stellt man nämlich den Tubus auf die tiefere Region des nach seiner oberflächlichen Beschaffenheit beschriebenen Epithels ein, so sieht man, wie jeder der Oeffnungen ein heller, mehr oder weniger kreisrunder Raum entspricht. Derselbe stellt den optischen Querschnitt je einer Geruchsknospe dar und zeichnet sich darum durch grössere Durchsichtigkeit vor den umliegenden Theilen aus, weil in ihm weniger Zellenkerne über einander zu liegen kommen. Die erwähnten Oeffnungen im Epithel sind, wie aus Fig. 1, Taf. XII ersichtlich, von geringer Grösse und liegen nahe bei einander; da nun die Geruchsknospen nach dem Bindegewebe hin im Durchmesser bedeutend zunehmen, so nähern sie sich einander in dem Grade, dass das zwischen ihnen befindliche Epithel auf schmale, lamellenförmige Streifen reducirt wird. Zugleich ist der kreisförmige Querschnitt der Knospen durch den Druck, den dieselben gleich schnell wachsenden Epithelzellen auf einander ausüben, ein polygonaler geworden. Die Querdurchmesser der Geruchsknospen wechseln in ihrer Grösse innerhalb geringer Grenzen, ganz dem von Hönigschmied (30) über die Geschmacksknospen Gesagten entsprechend. In das Bindegewebe sind sternförmige Pigmentzellen eingelagert, doch nicht in so grosser Menge, dass sie den Beobachter stören.

Ueber alle diese Verhältnisse gewinnt man erst die volle Klarheit, wenn dieselben an Querschnitten des Epithels zur Anschauung kommen. Wählen wir dazu einen solchen, welcher senkrecht zur Falte durch deren Mitte geführt ist, so orientiren wir uns über sämmtliche in Frage kommende Verhältnisse. Die grosse Zahl und die Vertheilung der Geruchsknospen über die Falte und den angrenzenden Theil der Geruchsgrube (siehe Fig. 2, Taf. XII),[1] ferner die Thatsache, dass allein die zahlreichen Zweige des Nervus olfactorius an diese Organe herantreten, bedingen es, dass wir auch hier von einer ganz eigentlichen Regio olfactoria reden dürfen. Diese Regio olfactoria also setzt sich zusammen aus einer überaus grossen Zahl von Geruchsknospen, ist aber in ihrer Peripherie wegen der hier grösseren Entfernungen der letzteren nicht scharf begrenzt. Während die Grösse der Ge-

[1] Diese Figur ist insofern etwas schematisch, als die Geruchsknospen in Wirklichkeit viel zahlreicher sind, als in derselben angedeutet ist.

ruchsknospen im Allgemeinen nur wenig schwankt, zeichnen sich die weiter von einander entfernt stehenden, in der Peripherie der Regio olfactoria befindlichen, durch einen etwas vergrösserten Querdurchmesser aus. Auch sitzen dieselben nicht selten niedrigen Papillen des Bindegewebes auf. Die exquisite Knospenform ist an allen Organen sofort erkenntlich (Figg. 2 u. 6, Taf. XII). Der grösste Querdurchmesser liegt in der Regel in der mittleren Höhe, nicht selten auch etwas über oder unter derselben; deshalb sitzen die Geruchsknospen mit verschmälerter Basis dem Bindegewebe auf. Sehr scharf treten sie aus dem indifferenten Epithel hervor, sowohl vermöge ihrer grösseren Durchsichtigkeit, als durch die langgestreckte Form ihrer Zellen, deren Kerne sich in dem tieferen, bauchigen Theile der Knospen zusammenschaaren. Die Grenze gegen das indifferente Epithel ist eine durchaus scharfe, sodass die Geruchsknospen völlig und allseitig in sich abgeschlossene Organe sind. Die Höhe des Epithels, also auch der Knospen, ist etwas geringer auf dem frei hervorragenden Rücken der Falte als an deren Seitenflächen. Die Masse der Geruchsknospen, als Ganzes im Verhältniss zu dem sie isolirenden Epithel betrachtet, überwiegt das letztere bedeutend.

Die histiologische Zusammensetzung der Geruchsknospen entspricht derjenigen, welche übereinstimmend von den End- und Geschmacksknospen bekannt ist: alle Elemente erreichen vom Bindegewebe aus die freie Fläche des Organes; Stütz- und Sinneszellen von der bekannten Form wechseln mit einander ab. Die Sinneszellen tragen Sinneshärchen wie die nervösen Zellen der Endknospen, die Stützzellen endigen gerade abgestutzt und unterscheiden sich von denjenigen der bisher bekannten Regio olfactoria der Fische nur durch den Mangel der Flimmerhaare, wodurch sie sich wiederum denen der Endknospen eng anschliessen. Demnach ist die Uebereinstimmung mit den End- und nicht minder mit den Geschmacksknospen in allen Einzelheiten durchgeführt. Denn wenn auch eigenthümlich ausgebildete Deckzellen, wie sie den Geschmacksknospen zukommen, hier nicht vorhanden sind, so findet sich doch etwas Aehnliches. Die zwischen den Knospen bleibenden Lamellen des indifferenten Epithels sind aus Zellen zusammengesetzt, welche durch Druck eine platte, deckzellenartige Form angenommen haben. Dem Zufall verdanke ich einen Schnitt, welcher, in der Flächenrichtung des Epithels geführt, die Knospen im Querschnitte zeigte (Fig. 40, Taf. XIV). Man sieht, dass besonders die die Knospen unmittelbar einhüllenden Zellen (m) jene platte Form besitzen. Die freie Fläche der Geruchsknospen ist uhrglasförmig concav und wird von dem höher aufsteigenden indifferenten Epithel überragt. Dadurch kommt das kurze, zu jeder Knospe führende Canälchen zu Stande, welches dem Porus der Geschmacksknospen gleichzustellen ist.

Das Epithel nun, in welches die Geruchsknospen eingebettet sind, ist

ein gewöhnliches mehrschichtiges Deckepithel, denn es unterscheidet sich in Nichts von der Epidermis. Die obersten Zellenlagen sind aus stark abgeplatteten, inhaltarmen Elementen gebildet und entbehren der Flimmerhaare. Nach der Tiefe zu nehmen die Zellen eine polyedrische, cylindrische und endlich, unter starker Beeinflussung von Seiten der Knospen, eine gestreckte, faserförmige Gestalt an. Während sich dies Epithel in der Tiefe auf Kosten der Knospen erheblich reducirt, findet es an der freien Fläche, an der die Knospen sich stark verschmälern, Raum zur Entfaltung und bildet hier durch Wucherung nach aussen und nach der Seite jene engen Canälchen, in denen die Geruchsknospen ihre Sinneshaare bergen.

Wenn irgend ein Object für die Beobachtung der Beziehungen geeignet ist, welche zwischen Nervenfasern und Riechzellen bestehen, so ist es die Regio olfactoria von Belone. Alle Verhältnisse tragen dazu bei, den Verlauf der Geruchsnervenzweige in grosser Klarheit erscheinen zu lassen. Der Umstand, dass die Schleimhautfalte eine breite, ebene Rückenfläche besitzt, begünstigt die Beobachtung ganz besonders. Der Nervus olfactorius, in die Falte aufsteigend, theilt sich in zahlreiche Zweige, welche schliesslich an die Knospen herantreten. Jede Geruchsknospe wird von einem besonderen Nervenfaserbündelchen versorgt. Bei diesem Verlaufe des Nervus olfactorius ist es natürlich, dass die dem Faltenrücken zukommenden Nervenbündelchen in gerader Richtung in die Knospen übergehen (Fig. 2, Taf. XII), während diejenigen, welche die Organe der seitlichen Faltenwände versorgen, unter spitzen Winkeln an die zugehörigen Knospen herantreten. Der vollständig isolirte Verlauf jedes einzelnen einer Knospe zukommenden Nervenstämmchens, ebenso die Thatsache, dass die einzelnen Fasern geradlinig und gesondert bis in die Organe hinein zu verfolgen sind, schliessen die Annahme eines subepithelialen Nervenplexus absolut aus, obwohl ein solcher gerade für die Riechschleimhaut, allerdings mit zweifelhafter Bestimmtheit, mehrfach behauptet worden ist. Und ich glaube, dieses bei Belone in der einfachsten Weise zu constatirende Verhalten berechtigt dazu, jene Beobachtung eines subepithelialen Nervenplexus stark in Zweifel zu ziehen, zumal da ein solcher auch von mehreren anderen Forschern mit Entschiedenheit geleugnet worden ist.

Das knorpelartige Bindegewebe der Falte, welches besonders in den peripherischen Partieen ein festeres Gefüge annimmt, bildet für die durchlaufenden kleineren und grösseren Nervenstämme vollkommen geschlossene Canäle mit festen Wandungen, sodass die Nervenfaserbündel als zartweiche Stränge innerhalb festwandiger Röhren verlaufen. Trifft nun ein Querschnitt durch die Falte genau die Richtung der aufsteigenden Nervenzweige, was übrigens nicht schwer zu erreichen ist, so erhält man ein Bild, welches an Klarheit nichts zu wünschen übrig lässt (Fig. 2, Taf. XII).

Das Verhalten der Nervenfaser zu den Sinneszellen lässt sich unter solchen Umständen am conservirten Material ohne Anwendung von Ueberosmiumsäure oder Goldchlorid in wunderbarer Klarheit überschauen. Das Bindegewebe schliesst nach aussen mit einer homogenen Platte ab, in welcher die Nervenbahnen und die in ihnen verlaufenden Stränge scharf hervortreten. Jede Knospe erhält ein nach seiner letzten Abzweigung scharf gegen die Umgebung gesondertes Nervenstämmchen, dessen einzelne Fasern bis in die erstere hinein zu unterscheiden sind (Fig. 6, Taf. XII). Entfernt man das Epithel, so ragen viele jener Nervenzweige über das Niveau des Bindegewebes hinaus; mehrere Male konnte ich den directen Uebergang der einzelnen Nervenfaser in eine Sinneszelle beobachten (*b* in Fig. 35, Taf. XIV). Oft gelingt es, das Nervenfaserbündel mit der daran hängenden Geruchsknospe isolirt zur Anschauung zu bringen (*c* in Fig. 35, Taf. XIV). Gar häufig hebt sich das Epithel in toto von der homogenen Bindegewebsplatte ab, wird aber an der vollständigen Ablösung gehindert, weil die Nervenstämmchen sich zwar etwas dehnen, aber nicht zerreissen; so kommt ein ähnliches Bild zu Stande, wie es Fig. 14, Taf. XIII von Trigla gurnardus dargestellt ist.

Das Ende der Nervenbahnen ist vor dem Austritt der Nerven aus dem Bindegewebe in der Regel etwas erweitert. Es scheint das durch die Anschwellung der Nerven an dieser Stelle zu einer Art von Ganglion bedingt zu sein. Es häufen sich nämlich hier die sonst gleichmässig im Nerven vertheilten Kerne an einer Stelle an, und man bemerkt, dass jede Faser einen dieser Kerne enthält (*a* in Fig. 35, Taf. XIV). In anderen Fällen liegt diese Anschwellung unmittelbar vor der letzten Verzweigung eines Nervenfaserbündels.

Exocoetus volitans.

Es war vorauszusehen, dass zwei einander so nahe stehende Fische wie Belone und Exocoetus, sich im mikroskopischen Bau der Riechschleimhaut sehr ähnlich verhalten würden, zumal die Uebereinstimmung in der äusseren Form der Nasengruben schon längst bekannt war. Von besonderem Gewicht sind indess die an diesem Thiere gewonnenen Beobachtungsresultate dadurch, dass sie ganz unmittelbar und höchst anschaulich die Beziehungen des mit Geruchsknospen ausgestatteten Riechepithels zu dem gleichmässig ausgebildeten vor Augen führen. Dieser Umstand erfordert eine grössere Ausführlichkeit, als vielleicht bei der principiellen Aehnlichkeit mit den an Belone beobachteten Verhältnissen rathsam erscheinen könnte.

Wie schon erwähnt, stimmt das Geruchsorgan des Exocoetus in der äusseren Form mit dem von Belone überein, nur mit der beachtenswerthen Abweichung, dass die Grube weniger flach und etwas geschlossener ist,



sodass die Schleimhautfalte eine weniger exponirte Stellung einnimmt. Letztere ist von mehrschichtigem Epithel bedeckt, in welchem die Geruchsknospen dicht nebeneinander liegen. Eine Ansicht des freien, oberen Randes der Falte stellt Fig. 8, Taf. XII dar. Das Bild zeigt die äussere Ansicht dieser Partie in der natürlichen Beschaffenheit. Drei Geruchsknospen von wohlcharakterisirter Form machen sich durch ihre grössere Durchsichtigkeit bemerkbar. Besonders scharf erscheint das von der Epitheloberfläche zu den Geruchsknospen führende kurze Canälchen ausgeprägt.

Die Geruchsknospen, welche den Faltenrücken bedecken, gleichen in der Grösse denen von Belone. Ihre Gestalt ist die eines mit der breiten Fläche auf dem Bindegewebe ruhenden, abgestumpften Kegels. Auch die Zusammensetzung aus flimmerlosen Stützzellen und Härchen tragenden Sinneszellen ist dieselbe. Die Zellenkerne ordnen sich in drei über einander liegende Zonen. Der Aussenfläche der Knospen zunächst befindet sich eine einfache Lage von Kernen, welche den Stützzellen angehören. Sie unterscheiden sich von den übrigen beiden, tiefer liegenden Kernzonen dadurch, dass sie in ihren dem Bindegewebe zugekehrten Theilen durch Carmin gefärbt werden, dass dagegen die peripherischen Hälften derselben keine Farbenmolecüle aufnehmen (Figg. 7, 9, 10, Taf. XII u. Fig. 39, Taf. XIV). Die einzelnen Organe treten einander im Allgemeinen näher, als dies bei Belone der Fall war, denn neben dem in Fig. 7, Taf. XII dargestellten Verhältniss ist das in Fig. 10 angegebene das häufigere.

Von höchstem Interesse ist die Thatsache, dass die Grösse der Geruchsknospen und ihr Verhältniss zu dem indifferenten Epithel in einer Weise wechselt, die uns die Beziehungen der aus Geruchsknospen zusammengesetzten zu der homogenen Regio olfactoria enthüllt. Auf den Querschnitten der Schleimhaut erscheinen nämlich Knospen, welche in der Flächenausdehnung bedeutend entwickelt sind (Fig. 39, Taf. XIV); das indifferente Epithel ist hingegen, offenbar auf Unkosten der Knospen, auf äusserst schmale Streifen reducirt. Dass auch diese grösseren Geruchsknospen völlig in sich geschlossene und scharf begrenzte Organe sind, resultirt aus der Betrachtung sowohl der Querschnitte als der Oberfläche der Schleimhaut. In Fig. 4, Taf. XII sind *k*, *k*, *k* die flächenhaften Geruchsknospen, zwischen denen die schmalen Streifen gewöhnlichen Epithels verlaufen.

Das in Fig. 10, Taf. XII und Fig. 39 der Taf. XIV bemerkbare Schwinden des Zwischenepithels ist stellenweise so weit fortgeschritten, dass die die Knospen trennenden Lamellen in der dem Bindegewebe zugekehrten Hälfte gänzlich unterdrückt sind. Die Geruchsknospen sind demnach in der basalen Region zu einem gleichförmigen Sinnesepithel verschmolzen (Fig. 9, Taf. XII). Zwischen den Geruchsknospen von normaler Grösse, die den bei

Belone fast ausschliesslich vorkommenden gleichen, und den grossen, scheibenförmigen Organen sind alle vermittelnden Zwischenglieder vertreten. Ich konnte nicht entscheiden, ob auch diese umfangreichen Organe von je einem einzigen Nervenstämmchen versorgt werden. Das indifferente Zwischenepithel ist auch bei Exocoetus flimmerlos und mehrschichtig. Dasselbe tritt an Masse noch bedeutender hinter den Geruchsknospen zurück als bei Belone.

Einen ähnlichen makroskopischen Bau des Geruchsorganes wie Belone und Exocoetus haben andere Scomberesociden; von diesen darf man daher annehmen, dass sie sich auch in der histiologischen Structur des Riechepithels nicht wesentlich von jenen beiden unterscheiden.

Trigla gurnardus.

Trigla gurnardus, der an unseren Meeresküsten häufige Vertreter der Familie Triglidae, schliesst sich in der allgemeinen Form des Geruchsorganes seinen nahen Verwandten, den Percidae, an. Eine vordere und eine hintere Nasenöffnung führen in eine, mit den gewöhnlichsten Vorkommnissen verglichen, tief liegende und ziemlich umfangreiche Grube. Die Regio olfactoria besteht aus etwa dreissig radiär um ein Centrum angeordneten Schleimhautfalten, von denen die Hälfte sich von der Peripherie bis zum Mittelpunkt erstreckt, während die übrigen, regelmässig mit jenen alternirenden, von der Peripherie aus nur etwa die halbe Länge der Hauptfalten erreichen. Im vorderen Theile erscheint dieses kreisförmige Organ durch das Ausfallen einiger Falten in Form eines Kreissectors unterbrochen; dieser Theil ist von gemeinem Epithel bedeckt. Insoweit lässt demnach das Geruchsorgan von Trigla — was ausdrücklich hervorgehoben zu werden verdient — keine wesentliche Besonderheit des Baues erkennen.

Ganz anders, wenn man mit Hülfe des Mikroskopes der histiologischen Zusammensetzung der Riechschleimhaut die Aufmerksamkeit zuwendet. Betrachtet man nämlich eine isolirte Schleimhautfalte in Glycerin bei stärkerer Vergrösserung bezüglich ihrer oberflächlichen Structur, so glaubt man zunächst gar kein Riechepithel vor sich zu haben; das Epithel gleicht in seiner Oberfläche vielmehr einem gewöhnlichen Pflasterepithel (Fig. 5, Taf. XII). Von den in der Regio olfactoria allgemein bekannten Flimmerhaaren ist Nichts zu bemerken, wovon man sich an gut conservirtem Material mit Sicherheit überzeugt. Die freie Fläche jeder Zelle ist durchaus glatt und ohne die geringste Unebenheit. Wären im Leben Flimmerhaare vorhanden gewesen, so müssten sich am conservirten Objecte nach allen meinen hierauf bezüglichen Erfahrungen unfehlbar Spuren davon erkennen lassen. Die Zellenoberflächen fanden sich aber stets so glatt, das mir zu Gebote stehende Material war so vorzüglich conservirt, zudem kennzeichneten sich

die Flimmerhaare bei allen in gleicher Weise mit Chromsäure behandelten Fischen durch so charakteristische Reste, dass ich mich auf das Bestimmteste gegen das Vorhandensein von Flimmerhaaren aussprechen darf. Jene Zellen sind zu einer sehr zierlichen mosaikartigen Fläche neben einander gelagert; diese setzt sich aus mittelgrossen, fast regelmässig polygonalen Zellenflächen zusammen, deren gegenseitige, stets geradlinige Grenzen scharf hervortreten, indem hier die Zellen durch eine merkbare Menge von Intercellularsubstanz mit einander verkittet sind. Zwischen diesen Zellen finden sich keine kleineren, welche die freie Epithelfläche erreichen und etwa als Sinneszellen gedeutet werden könnten (Fig. 5, Taf. XII). Nur spärlich treten zwischen ihnen die kleinen Oeffnungen der Schleimzellen hervor, welche etwas zahlreicher in den Faltenthälern vertreten sind.

Bei grösserem Gesichtsfelde und wechselnder Einstellung des Tubus auf die beschriebene Oberfläche bemerkt man, dass die letztere in regelmässiger Weise uneben ist. In geringen Abständen senkt sich die Oberfläche und bildet sanfte Eintiefungen. Zwischen diesen kreisförmigen Einsenkungen bleiben schmale Streifen in gleicher Höhe und bilden dadurch gewissermaassen ein Netzwerk, dessen Maschen eben von jenen Eintiefungen gebildet werden (Fig. 5, Taf. XII). Diese netzförmig verlaufenden Leisten bleiben bei höherer Einstellung des Tubus allein noch sichtbar. Die dieselben zusammensetzenden Zellenflächen haben nicht regelmässig polygonale Form wie die übrigen, sondern sie sind in der Richtung jener Netzleisten etwas gestreckt (*c* in Fig. 5, Taf. XII). Es beruht dies nur auf mechanischer Druckwirkung, der auch die Unebenheit der Epitheloberfläche allein ihre Entstehung verdankt. In der Tiefe jeder Masche ist das Epithel durch eine Oeffnung unterbrochen, in der das peripherische Ende einer Geruchsknospe sichtbar ist. Diese Oeffnungen, von meist kreisförmiger, oft aber auch elliptischer Gestalt, unterscheiden sich durch ihre Grösse von den oben erwähnten Oeffnungen der Schleimzellen. Die letztere variirt je nach der Faltengegend, in der sich die Organe befinden. Die dem freien Faltenrande nahestehenden sind beträchtlich kleiner als die die Mitte der Faltenfläche oder das Faltenthal einnehmenden. Obwohl Messungen an conservirten Objecten wegen der nie zu vermeidenden Veränderungen, namentlich Schrumpfungen und Verzerrungen der Gewebe, von sehr bedingtem Werthe sind, zumal wenn es sich um ein so empfindliches Epithel wie die Riechschleimhaut handelt, so schliesse ich mich doch dem allgemeinen Brauche an, die Grösse mikroskopischer Gegenstände in absoluten Maassen anzugeben. Wie sehr Qualität und Concentration der Reagentien die Maasse der einzelnen Theile bestimmen können, sollte mir klar werden, als ich für die Durchmesser der äusseren Oeffnungen in der Regio olfactoria von Belone an einem in Alkoh. absol. conservirten Exemplar durchweg kleinere Zahlen

erhielt als an einem gleich grossen Individuum, welches in Chromsäure erhärtet wurde. Die Riechschleimhaut der Trigla wurde in 0·5% Chromsäurelösung conservirt und ergab für die Durchmesser der kleinsten, nahe am Faltenrande gelegenen Oeffnungen 0·006 - 0·008^{mm}, d. h. sie sind kaum grösser als der Durchmesser einer Zelle des indifferenten Epithels. Die grösseren jedoch messen 0·013—0.016^{mm}. Jede dieser Oeffnungen ist durch das äussere Ende einer Geruchsknospe nach unten abgeschlossen. Der optische Querschnitt der Stützzellen ist bedeutend kleiner als der der indifferenten Epithelialzellen. Zwischen den Endflächen der Stützzellen sieht man die Riechzellen hervortreten.

Beachtenswerth ist die Vertheilung der Geruchsknospen über die Regio olfactoria. Die freien Ränder der Schleimhautfalten sind ganz frei von ihnen. Mehrere Zellenbreiten abwärts vom Faltenrücken (Fig. 5, Taf. XII) stehen die Knospen von kleinstem Durchmesser, weiter abwärts nimmt ihr Durchmesser bis zu dem angegebenen Maasse zu. Im Uebrigen sind dieselben gleichmässig über die Flächen der Falten vertheilt; nur im Grunde zwischen je zwei Falten treten oft Schleimzellen in grösserer Menge auf und zugleich die Geruchsknospen zurück. Mit zunehmendem Durchmesser treten sie einander näher, darum sind die indifferenten Epithelstreifen zwischen den Knospen in der Mitte der Faltenflächen von geringerer Breite als am oberen Rande.

Zur Orientirung über Form und inneren Bau der Geruchsknospen betrachten wir Querschnitte der Regio olfactoria. Fig. 11, Taf. XII stellt ein schematisches Bild eines Schnittes senkrecht durch eine Schleimhautfalte dar, wozu zu bemerken ist, dass die durch hellere Schattirung angedeuteten Geruchsknospen auf gleichem Raume in Wirklichkeit bedeutend zahlreicher sind. Der Querschnitt der ganzen Regio olfactoria bietet ein ähnliches Bild wie ein gleicher Schnitt durch das von H. v. Wyss (17) entdeckte Geschmacksorgan der Kaninchenzunge. Lässt man die bedeutendere Höhe der Riechschleimhautfalten ausser Acht, so stimmen beide vollkommen überein: die Seitenwände der Falten sind von Knospen bedeckt, die Faltenrücken dagegen nur von indifferentem, mehrschichtigem Epithel.

Bevor ich jedoch zur speciellen Betrachtung der in Figg. 13, 14 und 15 der Taf. XIII vergrössert dargestellten Geruchsknospen eingehe, habe ich einer kleinen Abhandlung über die Nase der Fische Erwähnung zu thun. Sophie Pereyaslawzeff hat ihrer 1876 veröffentlichten Dissertation[1] (28), deren Hauptinhalt in der vergleichenden Untersuchung der Nasenformen

[1] Ich will die Bemerkung nicht unterdrücken, dass diese Arbeit nicht maassgebend gewesen ist für meine Untersuchung von Trigla; erst nachdem ich die Geruchsknospen bei Trigla entdeckt hatte, erhielt ich durch Hrn. Geh.-Rath Prof. Leuckart Kenntniss von jener Abbildung.

in der Fischreihe besteht, neben anderen auch eine Abbildung eines Schnittes durch die Nasenschleimhaut von Trigla gurnardus beigefügt. Dieselbe würde etwa unserer Fig. 15 auf Taf. XIII entsprechen. Der Text ignorirt dieses so wichtige und von den bekannten Vorkommnissen gänzlich abweichende Verhalten der Riechschleimhaut durchaus. Nur aus der Erklärung dieser Fig. 7 erfahren wir, dass dieselbe „Nasenschleimhautfalten der Trigla" darstellen soll. Darin zeigt sich nun freilich ein völliges Missverständniss des wahren Sachverhalts. In Wirklichkeit ist es der Schnitt durch einen kleinen, drei Geruchsknospen umfassenden Theil des Riechepithels, welchen Verfasserin hat abbilden wollen, und wie er in unserer Fig. 14 auf Taf. XIII richtig abgebildet ist. Die Abbildung selbst beweist, dass die Structur unserer Organe der Verfasserin unklar blieb; die drei Geruchsknospen erscheinen daselbst als Gruppen von Riechzellen, welche mit ihren peripherischen Fortsätzen frei in das umgebende Medium hineinragen und darin flottiren, von Stützzellen ist nicht Notiz genommen; das wäre ja eine für die Riechschleimhaut und für die Endknospen ganz ungewöhnliche Beobachtung.

In einer folgenden Arbeit (29), in welcher die in der ersteren mitgetheilten Untersuchungen weiter ausgeführt und fortgesetzt werden, ist, wie ich aus dem in den zoologischen Jahresberichten (31) gegebenen Referate ersehe (— das in russischer Sprache verfasste Original kenne ich nicht —), der Trigla betreffende Punkt wenigstens im Texte der Beachtung gewürdigt. Das Referat sagt: „An den Faltensäumen fehlen die Riechzellen gänzlich. Nur sind bei Trygon" (soll heissen Trigla) „die Riechzellen in Gruppen angeordnet, welche regelmässig mit Epithelzellengruppen alterniren, während bei anderen Fischen beiderlei Elemente gemischt sind. Das obere Ende der Riechzellengruppen ist concav und eng, das untere verbreitert, umgekehrt bei den Epithelzellengruppen." Daraus geht nun hervor — die Richtigkeit dieses Citates vorausgesetzt —, dass die Auffassung, welche Verfasserin von der Riechschleimhaut der Trigla geltend macht, jener Abbildung genau entspricht. Obwohl dieselbe demnach die Geruchsknospen gesehen hat, so ist es doch sicher, dass sie die gerade bei Trigla so ausserordentlich klar ausgesprochenen Beziehungen dieser Organe zu den End- und Geschmacksknospen auch nicht im Entferntesten geahnt hat, und ich kann nicht umhin ihr beizustimmen, wenn sie die „Halbseitigkeit und Unvollständigkeit" ihrer Beobachtungen (am Schluss der ersteren der beiden Publicationen, S. 56) anerkennt. Ich glaubte dieser Darstellung des Riechepithels von Trigla um so eingehender gedenken zu sollen, als dieselbe bisher kaum Beachtung oder gar Widerlegung gefunden zu haben scheint.

Ihrer Zusammensetzung nach sind die Geruchsknospen den Endknospen

gleich; das peripherische Ende ist durch eine meist ebene Fläche begrenzt, während dieselbe bei Belone und Exocoetus concave Form besitzt. Die äusseren Enden der Knospen sind aber auch bei Trigla unter das Niveau des zwischen liegenden Epithels herabgedrückt. Die Verbindung der Zellen an der freien Fläche ist im Gegensatz zu der von S. Pereyaslawzeff gegebenen Darstellung eine so innige, dass dieselben gerade hier fester an einander haften als an anderen Stellen; auch scheint es, dass diese feste Verbindung durch eine wahre Membrana limitans bewirkt wird. Die Stützzellenquerschnitte sind bedeutend kleiner als die Querschnitte der indifferenten Epithelzellen.

Fragmente von Härchen haben sich auf der Oberfläche der Knospen nicht selten recht gut erhalten; man sieht leicht, dass sie nur den Sinneszellen angehören (Figg. 13 und 15, Taf. XIII). Jede Geruchsknospe erhält ein nach seiner letzten Abzweigung isolirt verlaufendes Nervenfaserbündelchen. Wiederum ist die Beschaffenheit des Bindegewebes der Beobachtung in hohem Grade günstig. Namentlich nach den Faltenrändern hin bildet dasselbe nach aussen eine homogene Platte, auf welcher das Epithel mit fast glatter Fläche aufsitzt. Durch diese durchsichtige Substanz verlaufen nun die Nervenstämmchen, deutlich unterscheidbar, in die zugehörigen Knospen. Die durchgehende Neigung des Riechepithels, sich vom Bindegewebe abzuheben, macht sich hier gleichfalls geltend, allein in diesem Falle zu Gunsten der Beobachtung. Das Epithel bleibt durch die nicht so leicht zerreissenden Nervenzweige lose angeheftet, jede Knospe erscheint so auf das Deutlichste mit ihrem Nervenstämmchen in directem und continuirlichem Zusammenhange (Fig. 14, Taf. XIII). Stellenweise fällt das Epithel auch wirklich ab, und man bemerkt dann in der Oberfläche des Bindegewebes runde, canalartige Oeffnungen, welche in ihren gegenseitigen Entfernungen den Knospen entsprechen und nichts Anderes sind als die Austrittsöffnungen für die Nervenstämmchen.

Der Wechsel in der Grösse der Knospen und in der Breite der zwischen je zweien befindlichen Epithelwand, welcher sich schon bei der Betrachtung der Oberfläche kund gab, zeigt sich in voller Deutlichkeit an Querschnitten der Falten, wenn man sich dabei nur vor Täuschungen wahrt. Die kleinsten Geruchsknospen, den Endknospen auch an Grösse vollkommen gleich, stehen stets dem freien Faltenrande nahe, nach abwärts wachsen sie im Querdurchmesser. Da aber die Anzahl derselben auf gleicher Fläche ungefähr an allen Stellen eine gleiche ist, so müssen sie mit zunehmender Grösse unter gleichzeitiger Reduction des indifferenten Epithels einander näher treten (Fig. 15, Taf. XIII), wodurch ein ähnliches Verhältniss zu Stande kommt, wie wir es bei Exocoetus weiter durchgeführt sahen.

Das indifferente Epithel, in welches die Geruchsknospen eingelagert

sind, und welches das oben beschriebene mosaikartige Bild erzeugt, kann seinen genetischen Zusammenhang mit der Epidermis nicht verleugnen. Es ist mehrschichtig, die obersten Zellen sind cylinderförmig, die tieferen spindelförmig. Auf den Faltenrücken, denen die Geruchsknospen fehlen, ist die Höhe dieses Epithels geringer, die zusammensetzenden Zellen nehmen eine mehr cubische Form an, wodurch es sich der Epidermis noch näher anschliesst. Der allmähliche Uebergang des letzteren, die Faltenrücken bekleidenden Epithels in das zwischen den Knospen liegende beweist, dass die grössere Höhe und die gestreckten Zellenformen des letzteren durch mechanische Wirkung hervorgebracht worden sind.

Die scheinbar unwesentlichen der angeführten Merkmale gewinnen ihre Bedeutung erst im Lichte der theoretischen Auffassung dieser eigenartigen Regio olfactoria, wie unten ausführlich erörtert werden wird.

Esox lucius.

Ueber den feineren Bau des Geruchsorganes sind wir unter allen Fischen am besten beim Hecht unterrichtet. Es sind die classischen Untersuchungen von Max Schultze, welche über das bis dahin dunkle Gebiet nach der Initiative durch Eckhardt und Ecker das hellste Licht verbreiteten. Die Eigenthümlichkeiten in dem feineren Baue der Nasengruben veranlassten ihn, sich besonders ausführlich mit diesem Fische zu beschäftigen; und seine Darstellung vom Baue der Hechtnase ist in allen wesentlichen Punkten noch im ganzen Umfange giltig. Ich habe daher einer kurzgefassten Recapitulation der hier in Betracht kommenden Bemerkungen Schultze's (11), wobei ich mich am besten der eigenen Worte des Verfassers bediene, nur Weniges hinzuzufügen.

„Die Nasengruben des Hechtes sind ansehnlich grosse, flach vertiefte Gruben. Auf dem Boden der Grube sieht man strahlig gegen die Mitte hinlaufende Falten, 24 bis 28 bei mittelgrossen Thieren. Sie stehen so weitläufig, dass die Zwischenräume zwischen je zwei Falten breiter als die Basen der Falten selbst sind, und dass man den Grund der Thäler zwischen den leistenförmigen Falten übersehen kann ohne gezwungen zu sein, letztere auf die Seite zu biegen. Ein Wimperepithel bedeckt die freie Fläche der Falten."

„Betrachtet man nun die Nasengrube mit der Lupe nach mehrtägiger Erhärtung in mässig concentrirter Chromsäurelösung, so bemerkt man in den Thälern zwischen den Falten Doppelreihen schlitzförmiger Vertiefungen. Dieselben liegen an der Basis der Falten und sind mit ihrer Längsaxe im Allgemeinen diesen parallel gerichtet; doch convergiren die in einem Faltenthale rechts und links einander gegenüberstehenden Schlitze mit ihrer

Längsaxe immer etwas stärker als die Falten. Gegen das Faltencentrum bleibt nur eine Reihe Schlitze in jedem Thale übrig, und diese verlieren sich gegen die Mitte hin in unregelmässiger Anordnung."[1]

„Hebt man an dem erhärteten Praeparate einen Theil des Epithels eines Faltenthales ab und zerlegt mit Nadeln bei schwacher Vergrösserung, so überzeugt man sich, dass sich auch im Grunde der schlitzförmigen Vertiefungen eine Epithelialbekleidung herausgelöst hat, dass dieselbe aber abweichender Natur ist, nämlich aus einem dichten Büschel langgestreckter, faserartiger Gebilde besteht, die sich verhältnissmässig leicht aus einander lösen, während das Epithel in der Umgebung der schlitzförmigen Vertiefungen ein sehr kleinzelliges, in seinen Elementen fest zusammenhängendes ist. Der Unterschied beider Epithelarten tritt bei Anwendung starker Vergrösserungen sehr auffallend hervor. Eine gute Uebersicht gewähren auch Schnitte stark erhärteter Praeparate."

Ein solcher ist in unserer Fig. 22 der Taf. XIII abgebildet. Im Faltenthale sind drei der schlitzförmigen Vertiefungen *a*, *a*, *a* getroffen, deren lange Faserzellen sich scharf von denen des angrenzenden, kleinzelligen, geschichteten Wimperepithels unterscheiden.

Wenn M. Schultze behauptet, dass am Rande der Schlitze ein Uebergang beider Epithelarten in einander stattfinde, so kann ich ihm nicht beistimmen. Ganz im Gegentheil bildet nämlich jedes der langen je eine Grube auskleidenden Zellenbündel ein so fest in sich geschlossenes und einheitlich von der Umgebung abgegrenztes Organ, dass sich die scharfe Grenze schon ohne mechanische Beihülfe und allein unter der Wirkung stärkerer Reagentien durch eine glatte Ablösung zu erkennen giebt. Auch an Praeparaten, an denen diese Ablösung nicht stattfindet, sieht man doch ausnahmslos eine scharf gezeichnete Linie, welche das Flimmerepithel von den langen Faserzellen abgrenzt (Fig. 22, Taf. XIII). Dieses Verhalten präcisirt sich schon durch das unten genauer anzuführende Verhältniss des kleinzelligen Epithels zu dem langzelligen. Die langen Faserzellen entbehren nämlich der Flimmerhaare, welche den peripherischen Zellenflächen des kleinzelligen Epithels zukommen. Von einem Uebergang beider Epithelien in einander kann nur in uneigentlichem Sinne die Rede sein, insofern die langen Faserzellen jedes Bündels gegen die Peripherie an Länge abnehmen, ohne dass indess die Höhe dieses Epithels der geringeren des angrenzenden gleichkäme (Fig. 22, Taf. XIII).

„Wählen wir zur weiteren Untersuchung dieser Epitheliallager Praeparate, die in 0.1% bis 0.05% Chromsäurelösungen 24—48 Stunden gelegen haben, so ergeben sich folgende Resultate: In dem kleinzelligen Epithelial-

[1] Taf. II, Fig. 1 der Schultze'schen Arbeit.

lager unterscheidet man 1) oberflächliche, keilförmige Zellen, deren freie abgeplattete Fläche mit kurzen Wimperhärchen dicht besetzt ist, 2) tiefere spindel- und sternförmige Zellen, mit ihren oft ziemlich langen Fortsätzen dicht in einander gepasst, ohne nachweisbare Mengen von Zwischensubstanz, und endlich 3) kleinste, die Kerne an Grösse nur wenig übertreffende Zellen, welche die tiefsten Lagen des Epithels einzunehmen scheinen. Ferner kommen in diesem Epitheliallager zwischen den wimpernden Zellen helle kugelige Blasen vor (Schleimzellen?), zum Theil mit Oeffnungen nach der freien Fläche."

Das beschriebene, die Falten bekleidende Epithel scheint nicht an allen Stellen der Darstellung Schultze's zu entsprechen; die Dicke desselben und damit im Zusammenhange die Länge der Zellen lassen es der Riechschleimhaut vieler anderer Fische so ähnlich erscheinen, dass nur die Untersuchung mittelst Maceration und Isolirung der Elemente zu bestimmten Behauptungen berechtigt. Jedenfalls ist eine nochmalige eingehende Untersuchung dieses Epithels zu empfehlen. Freilich gelingt es nicht, Zweige des Geruchsnerven in die Falten aufsteigen zu sehen. Bezüglich der nur fraglich als Schleimzellen bezeichneten Gebilde ist zu bemerken, dass es wirklich solche sind, dass sie fast allgemein in der Nasenschleimhaut der Fische gefunden werden.

„Ganz abweichend ist die Zusammensetzung des Epithels im Grunde der schlitzförmigen Vertiefungen. Die Zellen sind nicht in mehrere Lagen geschichtet, es findet sich vielmehr nur eine einzige Lage. Jede der bereits erwähnten faserartigen Zellen reicht von der freien Fläche bis zum Anfang des Bindegewebes. Sehr deutlich lassen sich aber an gewissen günstig conservirten Praeparaten zwei Arten dieser, wie Pallisaden neben einander stehenden Zellen unterscheiden. Die einen sind blass, feinkörnig, ungefähr von dem dicken Durchmesser der wimpernden Zellen der vorhin beschriebenen Epithelschicht, tragen aber keine Wimpern. An Länge übertreffen sie die keilförmigen Wimperzellen oft um das zehnfache. Der Zellenkörper behält in seiner ganzen Länge meist ziemlich denselben Dickendurchmesser, nur in der Nähe des Bindegewebes angekommen, bis zu welchem er herabreicht, verschmälert er sich oft bedeutend, entweder um sich dann wieder zu verbreitern und in Aeste getheilt feinfaserig gegen das Bindegewebe auszulaufen, oder verschmälert, wie er ist, für sich oder in Theilästchen zerfallen am oder im Bindegewebe zu enden. Der ovale Kern dieser Zellen liegt meist in der Nähe des unteren Endes."

„Zwischen diesen Zellen liegen andere, welche sich in mehrfacher Beziehung von jenen ersten unterscheiden. Die Stelle, an welcher bei ihnen der Kern liegt, manifestirt sich als spindelförmiger Zellenkörper, von diesem geht ein Fortsatz nach der Peripherie, um au niveau mit der freien Fläche

der anderen Zellen zu enden, ein anderer feinerer central. Der peripherische Fortsatz des Zellenkörpers ist mindestens um die Hälfte dünner als die neben ihm liegenden anderen Zellen, und behält seinen Dickendurchmesser meist constant in ganzer Länge bei. Die Länge variirt sehr nach der Lage des Zellenkörpers, der bald ziemlich dicht unter der freien Fläche des Epithels, bald in der Nähe des Bindegewebes gefunden wird. Aehnlich, aber viel feiner, ist der centrale Fortsatz dieser Zellen. Derselbe verläuft gegen die Grenze des Bindegewebes hin. Theilungen finden sich an demselben nie. In Concentrationsgraden der Chromsäurelösungen von 0·05 — 0.02 Procent zeigt dieser Fortsatz sehr charakteristische spindelförmige Varikositäten.“

„An dem freien Ende des peripherischen Fortsatzes sieht man oft einen kleinen stäbchenförmigen Aufsatz über das Niveau der freien Fläche der Epithelialzellen hinausragen. Ob derselbe im frischen Zustande existire, lasse ich dahingestellt, da es mir nie gelungen ist, die Epithelialbekleidung der schlitzförmigen Vertiefungen der Nasengrube im frischen Zustande auf die Beschaffenheit der freien Fläche zu untersuchen.“

Nach sehr sorgfältig angestellten speciellen Untersuchungen über die Structur der Nervi olfactorii und deren peripherischen Verlauf stellt der Verfasser mit nahezu an Gewissheit grenzender Wahrscheinlichkeit die Behauptung auf, dass die oben beschriebenen langen und dünnen Faserzellen, deren centraler Fortsatz ebensowohl wie das peripherische Ende jeder einzelnen Olfactoriusfaser durch die charakteristischen Varikositäten ausgezeichnet ist, mit den Fasern des Nervus olfactorius in directer Verbindung stehen und die wahren Endorgane der Geruchsnerven sind. Diese Zellen sind von ihm Riechzellen genannt worden.

Dieser ausführlichen Darstellung habe ich, abgesehen von der morphologischen Deutung der in Rede stehenden Organe, nur Weniges hinzuzufügen. Die kurzen hyalinen Aufsätze der Riechzellen sind nicht Effecte der Reagentien, sondern im normalen Zustande vorhandene Sinnesstäbchen. Man überzeugt sich hiervon durch Betrachtung der noch lebhaft flimmernden, vom lebenden Thiere genommenen Nasenschleimhaut; die Oberfläche der secundären Geruchsgruben — so wurden die schlitzförmigen Vertiefungen von M. Schultze genannt — erscheint bei höherer Stellung des Tubus, bei der die freien Flächen der Stützzellen undeutlich werden, mit zahlreichen lichten Punkten überstreut, welche die optischen Querschnitte der die freie Fläche überragenden Sinneshärchen sind. Die Flimmerhaare, welche die nicht von den Geruchsgruben eingenommene Fläche der Schleimhaut bedecken, bewegen sich in der unmittelbaren Umgebung jener Organe centripetal gegen dieselben.

Vergleicht man die Beschreibung, welche F. E. Schulze (12) später

von dem feineren Baue der Endknospen gegeben hat, mit der vorstehenden, so resultirt eine so unverkennbare Aehnlichkeit der Endknospen und der secundären Geruchsgruben des Hechtes, dass man sich fragen muss, warum bisher die principielle Uebereinstimmung beider Organe ganz unbeachtet geblieben ist. Max Schultze konnte bei der Entdeckung jener secundären Geruchsgruben selbstverständlich auf diesen Gedanken nicht geführt werden, denn zu dieser Zeit wusste man über den feineren Bau der Endknospen Nichts, überhaupt waren die letzteren in ihrer Verbreitung noch sehr wenig gekannt. Späteren Forschern mag wohl die im Verhältniss zu den Endknospen ungewöhnliche Grösse der secundären Geruchsgruben des Hechtes die wahren morphologischen Beziehungen beider verhüllt haben. Zudem stand der Hecht mit dieser Eigenthümlichkeit bisher vollkommen isolirt da. Nunmehr jedoch, da die Verbreitung der Endknospen so allgemein constatirt ist, da dieselben als Tast- und Geschmacksorgane gefunden worden sind, da sie endlich bei einer Anzahl von Fischen in ursprünglicher, typischer Form in der Nasenschleimhaut angetroffen werden, kann es nicht im Geringsten zweifelhaft bleiben, dass auch die von Max Schultze entdeckten, als „secundäre Geruchsgruben" bezeichneten Organe der Hechtnase Geruchsknospen sind, Geruchsknospen freilich von ungewöhnlicher Grösse. Der letztere Umstand wird seine Erledigung finden durch die unten gegebene Gesammtübersicht und Erörterung der anatomischen Verhältnisse. Die Zahl der Geruchsknospen ist zwar beträchtlich, sie steht jedoch weit hinter der bei Belone und Exocoetus beobachteten zurück. Die Fig. 1, Taf. II in Schultze's Monographie veranschaulicht die Anzahl der Organe und ihre Vertheilung über die Regio olfactoria naturgetreu.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass ich an jüngeren Individuen einige Male in Theilung begriffene Geruchsknospen fand, so zwar, dass zwei Organe durch eine schmale Brücke mit einander in Verbindung erschienen. Diese Beobachtung schliesst sich den wenigen über Theilung der Endknospen überhaupt bekannten Thatsachen an.

Umbra Crameri. Joh. Müll.

Die charakteristische Besonderheit, durch die sich die Nasenschleimhaut des Hechtes auszeichnet, veranlasste mich Umbra Crameri gleichfalls einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Durch die grosse Freundlichkeit des Hrn. Dr. Hermes erhielt ich aus dem Berliner Aquarium ein in Alkohol absol. gut conservirtes Exemplar dieser seltenen Species. Der Hundsfisch, ein noch wenig studirtes und in vielen Punkten merkwürdiges Thier, beansprucht in mehr als einer Hinsicht das Interesse. Seine systematische Stellung ist eine noch problematische, denn nur mit einigem Vor-

behalt wird er von den Systematikern neben Esox gestellt, mit dem er viele Charaktere gemeinsam besitzt. Dieser Umstand liess eine Uebereinstimmung im Baue der Nasenschleimhaut von Umbra und Esox erwarten. Die Bestätigung dieser Erwartung musste nach zweien Seiten von Wichtigkeit sein: Einerseits musste dieser Befund ein entscheidendes Argument für die thatsächliche Verwandtschaft von Esox und Umbra abgeben, entscheidend deshalb, weil die beschriebene Nasenschleimhaut des Hechtes so sehr von den bei den meisten übrigen Fischen bestehenden Verhältnissen abweicht, dass eine Uebereinstimmung in diesem Falle kaum anders als durch nahe phylogenetische Beziehungen erklärt werden kann; andererseits stand zu hoffen, dass sich Umbra trotz der principiellen Uebereinstimmung mit Esox durch geringere Abweichungen im Baue seiner Nasenschleimhaut auszeichnen würde, welche erlaubten, nähere Beziehungen zwischen der Nasenschleimhaut des Hechtes und der übrigen mit Geruchsknospen ausgestatteten Fische zu erschliessen. Die anatomische Untersuchung lehrte, dass diese Voraussetzungen vollkommen begründete waren.

Die Nasengruben sind ganz ähnlich denen des Hechtes, nur entsprechend kleiner und besser nach aussen abgeschlossen. Hebt man die die Grube überspannende Brücke ab, so vermisst man im Grunde die sonst allgemein bekannte Anordnung des Riechepithels zu radiär um ein Centrum gestellten Falten. Bei der Kleinheit des Objectes muss man die Loupe zu Hülfe nehmen, um auf dem Boden der Grube etwa vier kleine, in der Richtung der Körperaxe verlängerte Grübchen zu erkennen, welche dicht neben einander liegen und den Geruchsknospen des Hechtes sehr ähnlich sind. Die mikroskopische Untersuchung ergiebt in der That, dass beide gleich zusammengesetzt sind.

Querschnitte durch das ganze Geruchsorgan eignen sich am besten zur weiteren Orientirung. Ein etwa in der Mitte, senkrecht zur Längsaxe durch das Organ gelegter Schnitt ist in Fig. 19 der Taf. XIII abgebildet, derselbe bringt fast alle hier in Betracht kommenden Verhältnisse zur klaren Anschauung. Die längsgeschnittenen Geruchsknospen fallen unmittelbar in die Augen. Es sind deren vier auf dem Schnitt durch die Mitte der Regio olfactoria getroffen. Seitlich, der oberen Fläche der Nasenhöhle eingebettet, liegt eine weniger umfangreiche Knospe, während die übrigen drei die des Hechtes an Grösse nicht unbeträchtlich übertreffen. Sie sind einheitlich in sich geschlossene Organe mit scharfer peripherischer Abgrenzung. Die Structur ist dieselbe, wie sie oben für die Geruchsknospen von Esox ausführlich angegeben. Die zwischen den Knospen a und a' verlaufende Partie des indifferenten Epithels erhebt sich zu einer niedrigen Falte (f in Fig. 19, Taf. XIII). In die Geruchsknospe a' steigt von der Basis bis ungefähr zur Mitte eine Bindegewebslamelle (g) auf, welche den

die Knospen trennenden niedrigen Falten des Bindegewebes gleicht. Auf dieses scheinbar zufällige Gebilde lege ich besonderes Gewicht, denn es bedeutet eine zum Theil vor sich gegangene Verschmelzung zweier ursprünglich isolirter Knospen. Denkt man sich diese bindegewebige Falte etwas verlängert und mit indifferentem Epithel bedeckt, so entstehen aus der nur unvollkommen getheilten Knospe *a'* deren zwei. Im Sinne eines entgegengesetzten Processes, d. h. einer beginnenden Theilung der Knospe *a'* in zwei, kann jene Falte darum nicht aufgefasst werden, weil eine Theilung der Endknospen, soviel wir wissen, von der Epithelseite selbst ihren Ursprung nimmt. Eine Schnittserie, aus der das der Abbildung zu Grunde liegende Praeparat gewählt wurde, ergab, dass jene rudimentäre Falte nicht durch die ganze Länge der Geruchsknospe *a'* anhält.

Das indifferente Epithel der Nasengrube scheidet sich in zwei Regionen, eine äussere, welche so zahlreiche Schleimzellen enthält, dass nur je eine oder zwei schmale Epithelzellen zwischen je zweien der ersteren eingeschaltet sind, und eine basale, welche, frei von Schleimzellen, aus mehr polyedrischen Zellen zusammengesetzt ist. Die starke Decke von abgesondertem Schleim gestattet nicht, die Frage zu entscheiden, ob dieses Epithel Flimmerhaare trägt; es ist dies natürlich leicht am lebenden Thiere zu beobachten. Die Flimmerlosigkeit ist mir das Wahrscheinlichste. Das Epithel der äusseren Körperfläche unterscheidet sich kaum von dem beschriebenen Epithel der Nasenhöhle. Vergeblich suchte ich darin nach Endknospen. In reicher Ausstattung fanden sich die Nervenhügel, sowohl frei stehende als in den Seitencanälen eingeschlossene (*n*, *n* und *n'* in Fig. 19, Taf. XIII); es scheint also, dass die frei stehenden Nervenhügel die Endknospen vertreten, wie das bei Esox der Fall ist. Diese Nervenhügel der Epidermis unterscheiden sich durch ihren bedeutend kleineren Durchmesser und ihre kreisförmige Umgrenzung von den in den Seitencanälen eingeschlossenen (*n'* Fig. 19, Taf. XIII).

Die Nase von Umbra ist also der Hechtnase in allen wesentlichen Merkmalen gleich; allein, während der Hecht eine grosse Zahl von Geruchsknospen besitzt, finden sich bei Umbra nur vier oder fünf. Dieser Nachtheil gleicht sich durch die grössere Ausdehnung einigermaassen aus.

Cottus scorpius. Linn.

In der Nasenschleimhaut dieses Fisches finden sich Differenzirungen von ganz eigenartiger Beschaffenheit, aber in einer Weise eigenartig, dass sehr nahe Beziehungen zu dem Riechepithel von Trigla nicht zu verkennen sind. Es ist dies bei der nahen Verwandtschaft beider Thiere nicht anders zu erwarten. Im gröberen Baue der Regio olfactoria spricht sich die Ueber-

einstimmung weniger aus. Unmittelbar der vorderen Nasenöffnung gegenüber liegt die, namentlich im Vergleich zum Umfang der Nasengrube, kleine Regio olfactoria, aus wenigen radiär um ein Centrum gestellten Falten bestehend. Diese sind eigenthümlich geformt; am Grunde, wo sie dem Boden der Nasengrube angewachsen sind, besitzen sie eine geringe Breite, sie nehmen jedoch nach oben schnell an Breite zu und finden nach aussen ihren Abschluss durch eine fast ebene, breite Fläche. Ein Querschnitt durch eine solche Falte erhält so die Form eines mit der Spitze dem Nasenboden aufsitzenden gleichschenkligen Dreiecks (Fig. 25, Taf. XIII). Die die Falten nach oben abschliessenden Flächen laufen auf dem äusseren, sich senkenden Ende der Falten herab, indem sie mit dieser an Breite abnehmen, ihr inneres Ende zieht sich als ein schmaler Streifen nach dem Centrum der Regio olfactoria. Von oben gesehen erscheinen diese breiten Faltenrücken wie eiförmige, an ihren Stielen in einem Mittelpunkte radiär zu einander angeheftete Blätter (Fig. 21, Taf. XIII). Sie sind von einem geschichteten, indifferenten Epithel bedeckt, vom Riechepithel selbst ist wenig sichtbar, denn es kleidet nur die Faltenthäler aus, nimmt also eine geschützte Lage ein. Dieses geschichtete Epithel entspricht demjenigen, welches auch die freien Faltenränder der Schleimhaut von Trigla bedeckt; es ist aber der Epidermis darin noch bedeutend ähnlicher, dass die äusseren Zellenlagen sehr stark abgeplattet sind. In der Mittellinie der schildförmigen Rückenplatte verdickt sich dieses Epithel durch Wucherung nach der bindegewebigen Unterlage (*m* in Fig. 25, Taf. XIII). Schleimzellen sind nur spärlich in diesem Epithel vertreten.

An den Seitenrändern der Rückenplatte, wo die Oberfläche der Schleimhaut nach dem Faltenthale umbiegt, beginnt das Riechepithel, welches sich mit scharfer Grenze gegen jenes geschichtete Epithel absetzt. An dieser Grenze wird das bedeutend höhere Riechepithel vom geschichteten seitlich umhüllt und an der freien Seite etwas überwallt (Fig. 23, Taf. XIII). Es erstreckt sich gleichmässig von der seitlichen Faltenfläche durch das Thal bis zum gegenüberliegenden Rande des Thales, wo sich das Begrenzungsverhältniss in gleicher Weise wiederholt (Fig. 25, Taf. XIII). Schleimzellen fehlen dem Riechepithel. Ob die Fragmente von Härchen, die sich auf der Epitheloberfläche erhalten hatten, den Stützzellen oder den Riechzellen angehören, war nicht zu entscheiden. Ich möchte aber glauben, dass sie Sinneshaare sind, und das Fehlen der Flimmerhaare für das Wahrscheinlichste halten.

Das Verhältniss zwischen den beiden beschriebenen Epithelarten gestattet eine Vergleichung mit der Nasenschleimhaut von Trigla. Die Aehnlichkeit beruht auf dem Mangel von nervösen Elementen auf den freien Faltenrücken und auf der Beschränkung der percipirenden Fläche auf die

Faltenthäler. Denkt man sich den durch die Vergrösserung der Geruchsknospen bei Trigla angedeuteten Process soweit durchgeführt, dass das Zwischenepithel durch die mehr und mehr wachsenden Knospen vollkommen verdrängt wird, so ist die Uebereinstimmung mit der Riechschleimhaut von Cottus eine vollständige.

Diese Vergleichung würde mit Rücksicht auf die nahe Verwandtschaft beider Fische auch ohne weitere Begründung eine tiefere, d. h. genetische Auffassung zulassen. Wir können aber sogar den directen Beweis dafür beibringen. Wir haben nämlich eigenthümlicher Gebilde noch zu gedenken, welche nicht auf allen Querschnitten der Schleimhaut erscheinen. Es sind das im Riechepithel selbst zerstreute Inseln und Inselchen von indifferentem Epithel, welche papillenförmig über das Niveau des ersteren hinausragen. Sie sind fast allein nahe an der Grenze gegen das indifferente Epithel der Faltenrücken anzutreffen (Fig. 20, Taf. XIII). Form und Grösse sind ohne Regel und lassen kein Princip erkennen. Fig. 23 der Taf. XIII stellt einen Schnitt durch einen dem Faltenrande benachbarten Theil des Riechepithels dar. Die Epithelinseln erscheinen als Pfeiler, wenigstens erstrecken sich die grösseren (*m*, *m*) von der Oberfläche, meist spitz zulaufend, bis auf das Bindegewebe hinab; an der freien Seite ist ihnen Raum gelassen sich zu kolbigen Hervorragungen auszubilden. Die kleineren (*m'*, *m'*) jedoch, oft nur aus vier, fünf bis acht Zellen bestehend, haften als runde Kölbchen oft nur mit einem fadenartigen, nicht selten der basalen Zelle allein angehörigen Fortsatze in der obersten Schicht des Riechepithels. In der Zusammensetzung unterscheiden sie sich nicht von dem geschicheten Epithel des Faltenrückens, sogar einzelne Schleimzellen finden sich in ihnen (Fig. 20, Taf. XIII). Die Form dieser auf Querschnitten der Schleimhaut betrachteten Epithelpfeiler erinnert lebhaft an die oben von Exocoetus (Figg. 7, 9, 10, Taf. XII und Fig. 39, Taf. XIV) dargestellten Querschnitte durch die Geruchsknospen mit ihren Zwischenpartieen von indifferentem Epithel, welche letztere ebenfalls zum Theil ihren Zusammenhang mit dem Bindegewebe aufgegeben haben. Trifft ein Schnitt durch ein dem Faltenrande nahe liegendes Epithelfragment, so erscheint das zwischen beiden letzteren liegende Stück des Riechepithels unter der Form einer durchschnittenen Geruchsknospe (Fig. 23, Taf. XIII).

In Fig. 20 der Taf. XIII ist ein Stück des Riechepithels nahe am Rande einer Falte abgebildet. Die Oberfläche des geschichteten Epithels ist nur durch die Oeffnungen der Schleimzellen unterbrochen. Jene Epithelfragmente erscheinen auch in der oberflächlichen Ansicht äusserst regellos in Form und Grösse und zeigen überhaupt eine Beschaffenheit, welche jeden Versuch, ihnen eine functionelle Bedeutung zuzuerkennen, ausschliesst. Ihre Existenz ist nur im morphologischen Sinne verständlich. Und wirklich

erlaubt das zwischen ihren verschiedenen Formen bestehende Verhältniss, sie unter einem einzigen Gesichtspunkte zu betrachten. Ordnet man sie nämlich nach Grösse und Form in eine Reihe, so kann nicht unbemerkt bleiben, dass sie verschiedengradig zurückgebildete, rudimentäre Objecte darstellen. Das Gezwungene ihrer Form — sie scheinen gleichsam durch das Wachsthum des Riechepithels aus diesem herausgepresst — macht es höchst wahrscheinlich, dass sie nur die im Verschwinden begriffenen Ueberreste zahlreicher ähnlicher, dem Untergange bereits verfallener Gebilde sind.

Das geschichtete Epithel greift am Faltenrande in unregelmässigen, halbinselförmigen Partieen in das Riechepithel hinein, welche den isolirten Pfeilern bei nahezu erreichter Abschnürung von der Hauptfläche sehr ähnlich sind. Sie umfassen Grenztheile des Riechepithels, welche buchtenförmig in das indifferente Epithel hineinragen und, je mehr sie von der Hauptfläche abgetrennt sind, Geruchsknospen um so ähnlicher sehen (*k* in Fig. 20, Taf. XIII). Trotz dieses unregelmässigen Verlaufes der Grenze ist dieselbe zwischen beiden Epithelien auf das Schärfste ausgeprägt. Kommt die in Fig. 20, Taf. XIII abgebildete Randpartie der Falte in seitlicher Lage zur Ansicht, so werden durch Uebereinanderlagerung der differenten Theile Geruchsknospen vorgetäuscht; auf diese Weise bemerkte ich an einem Praeparat drei scheinbare Geruchsknospen. Es mögen aber am Rande auch wirkliche, geschlossene Knospen vorkommen. Der Umstand, dass die eigenthümlichen Epithelpfeiler nur nahe den freien Faltenrändern anzutreffen sind, dass sie dagegen den tieferen Theilen des Faltenthales fehlen, ist unserer Auffassung ganz besonders günstig, denn bei Trigla ist dieses Verhältniss schon angebahnt, indem die zwischen den Knospen befindlichen Streifen gewöhnlichen Epithels nahe den Faltenrändern bedeutend breiter sind als in der tieferen Region der Falten.

Die Form der Epithelfragmente berechtigt zu der Annahme, dass sie bei jüngeren Individuen in grösserer Anzahl zu finden sein werden, ja dass man schliesslich bei weiterem Zurückgehen auf niedere Entwickelungsstufen eine Regio olfactoria antreffen werde, welche derjenigen von Trigla in allen Einzelheiten gleicht. Einer anderen Deutung sind diese eigenthümlichen Gebilde nicht fähig, ohne die Kenntniss der Geruchsknospen würde ihre Existenz absolut unverständlich bleiben; wir sehen also, dass die vorausgehenden Untersuchungsresultate schon an dieser Stelle einer fruchtbaren Verwerthung fähig sind.

Zu meinem lebhaften Bedauern konnte ich des Cottus gobio trotz der anhaltendsten Bemühungen nicht habhaft werden. Doch darf wohl angenommen werden, dass er sich in der Structur seiner Membrana olfactoria nicht erheblich von Cottus scorpius entfernt.

Gobius niger. Rond.

Gobius niger[1] verhält sich im Bau seiner Nasenschleimhaut zu Umbra Crameri wie Cottus scorpius zu Trigla gurnardus. Der geringe Umfang des Geruchsorganes entspricht der Kleinheit des Thieres. Die Geruchsgrube ist eng und kann als kurzer, mit einer vorderen und einer hinteren Oeffnung ausmündender Canal bezeichnet werden. Eine Faltung der Riechschleimhaut nach dem bekannten Typus fehlt hier wie bei Umbra. Die geringen Unebenheiten der Oberfläche scheinen zufälliger Natur zu sein, nur in der Mittellinie ist die Membrana olfactoria regelmässig etwas emporgewölbt.

Zur weiteren Orientirung ist eine Serie von Querschnitten durch das Geruchsorgan am besten geeignet. Vom vorderen Ende beginnend erhält man Schnitte, auf denen das Riechepithel als schmale Partie erscheint, vergleichbar einer durchschnittenen Geruchsknospe von Umbra. Je mehr man nach rückwärts schreitet, um so weiter dehnt sich das Riechepithel auf die seitlichen Flächen des Canals aus. Die grösste Ausdehnung erreicht es in der Mitte, wo die beiden Ränder desselben in der Mittellinie der dorsalen Canalseite einander sehr nahe treten, ohne jedoch mit einander zu verschmelzen, denn es bleibt noch ein schmaler Streifen indifferenten Epithels zwischen ihnen. Fassen wir die Geruchsknospen von Umbra als Regio olfactoria zusammen, so ist deren Lagerung in der Grube fast genau dieselbe: die Knospen treten in der Mitte gleichfalls auf die Seitenwände und auf die obere Fläche der Geruchsgrube.

Die wesentlichen Merkmale, durch die sich Gobius an Umbra eng anschliesst, sind ähnliche Differenzirungen im Riechepithel, wie wir sie bei Cottus scorpius beschrieben haben. Eine grössere Zahl der Querschnitte besitzt fast genau das Aussehen wie Querschnitte durch das Geruchsorgan der Umbra. Das Riechepithel ist nämlich durch Pfeiler von indifferentem Epithel in einzelne Abschnitte getheilt, welche sich kaum von den quergeschnittenen Geruchsknospen der Umbra unterscheiden (Fig. 28, Taf. XIII). Das Bindegewebe steigt an diesen Stellen empor, um das mehrschichtige Epithel zu tragen, welches niedriger ist als das Riechepithel. Würde man nur die Querschnitte dieser Art beachten, so könnte man leicht in den Irrthum verfallen, auch in der Nase von Gobius wirkliche, in sich geschlossene Geruchsknospen anzunehmen. Denn wie in den Geruchsknospen ist das Riechepithel an allen Stellen scharf gegen das indifferente, geschichtete Epithel abgegrenzt. Die Schnittserie beweist aber, dass nur die mittlere, in unserer Fig. 28 der Taf. XIII mit *a* bezeichneten Partie des geschichteten

[1] Der Güte des Hrn. Dr. O. Taschenberg in Halle verdanke ich die systematische Bestimmung von Cottus scorpius und Gobius niger.

Epithels eine Strecke weit in der Längsrichtung des Geruchsorganes verläuft. Die übrigen Partieen (*b*, *b*) erweisen sich aber durch ihr plötzliches Auftreten und schnelles Schwinden auf der Schnittreihe als isolirte Pfeiler. Die Aehnlichkeit der Riechschleimhaut von Gobius niger mit der von Umbra Crameri ist eine so grosse, dass man sie auf genetische Ursachen zurückzuführen geneigt ist. Das bei Umbra angestrebte Verschmelzen der Geruchsknospen mit einander ist der erste Schritt in dem Process, der bei Gobius mit mehr Erfolg weiter geführt ist.[1]

Gadus morrhua pull. (G. callarias).

Der Dorsch, welcher als die Jugendform des Kabljau erkannt wurde, ist trotzdem oder vielleicht gerade weil er alljährlich in ungeheuren Mengen auf unsere Märkte gelangt und einer der populärsten Seefische ist, von den mikroskopirenden Anatomen noch nicht in dem Maasse der Beachtung gewürdigt, wie er es verdient. M. Schultze (11) führt unter den von ihm untersuchten Gattungen auch Gadus auf, ohne aber specielle Beobachtungen darüber mitzutheilen. F. E. Schulze (12) vermisste die Endknospen in der äusseren Haut des Dorsches. Da nun Esox und Umbra, deren Regio olfactoria sich aus Geruchsknospen zusammensetzt, keine Endknospen besitzen, so vermuthete ich, dass auch in der Regio olfactoria des Dorsches die Geruchsknospen zu finden sein würden, indem ich, wie unten angegeben, den Mangel der Endknospen in der äusseren Haut mit dem Beharren der Geruchsknospen in ursächlichen Zusammenhang brachte. Bei Merkel (33) findet sich zwar die Behauptung F. E. Schulze's dahin berichtigt, dass die Kopfhaut von Gadus callarias zahlreiche Endknospen enthalte, dennoch aber glaubte ich die Nasenschleimhaut dieses Fisches auf die geäusserte Vermuthung hin prüfen zu sollen. Und in der That finden sich darin Gebilde, welche mit den Geruchsknospen des Hechtes eine grosse Aehnlichkeit besitzen. Meine Beobachtungen an dem einzigen mir zu Gebote stehenden Exemplare überzeugten mich jedoch nicht definitiv, dass die zu beschreibenden Organe entschiedene Geruchsknospen seien; ihre Bedeutung bleibt demnach noch etwas problematisch.

Die Schleimhautfalten, welche in ihrer Anordnung dem bekannten Gesetze folgen, erscheinen auf weite Strecken mit einem gleichförmigen, flimmernden Epithel bekleidet. An gewissen Stellen zerstreut, zahlreicher an

[1] Einen ganz ähnlichen Bau der Nasenschleimhaut fand ich bei einem anderen Fische, von dem ich nur das vordere Kopfstück besitze. Eine systematische Bestimmung war nicht möglich. In den geräumigeren Nasengruben wölbt sich das Riechepithel vom Boden zu unbedeutender Höhe. Die Epithelfragmente sind zahlreicher als bei Gobius.

anderen, bemerkt man in dieser Schleimhaut differente, kreisförmig umgrenzte Räume, welche durch ihre grössere Durchsichtigkeit die Aufmerksamkeit auf sich lenken. Nur in der Mitte eines jeden dieser hellen Räume ist die äussere Epithelfläche differenzirt, nämlich durch eine kleine runde oder elliptische Oeffnung unterbrochen. Diese Oeffnungen sind weit kleiner als die hellen Räume selbst und liegen zu diesen concentrisch (Fig. 16, Taf. XIII). Von ihren Rändern sieht man radial nach der Peripherie der hellen Kreise feine Linien verlaufen, wenn man auf die tiefere Schicht des Epithels einstellt. Die Grösse der Kreise wechselt insofern, als die den freien Faltenrändern nahe stehenden kleiner sind als die in der Tiefe der Faltenthäler befindlichen.

Fig. 26 auf Taf. XIII ist das Bild eines Querschnittes durch eine Partie des Epithels mit zweien jener Organe. Sowohl das erstere als die letzteren scheinen übereinstimmend aus flimmernden Stützzellen und aus Riechzellen zusammengesetzt zu sein. Die grössere Durchsichtigkeit unserer Organe bei Flächenansicht beruht, wie wir nun sehen, darauf, dass sich das Epithel derselben gegenüber dem umliegenden bedeutend erniedrigt. Die freie Oberfläche senkt sich oft bis unter die mittlere Höhe der umliegenden Epithelschicht und bildet auf diese Weise jene Oeffnungen, welche sich nach unten erweitern. Die die Mitte, d. h. den tiefsten Theil der Grübchen einnehmenden Zellen verlaufen in gerader Richtung vom Bindegewebe nach aussen, die peripherischen nehmen eine gebogene Form an, welche dadurch bedingt ist, dass diese Zellen von den seitlichen, abschüssigen Wänden des Grübchens bis auf das Bindegewebe hinabreichen. Das Epithel sitzt dem Bindegewebe mit seiner basalen Fläche an allen Stellen im gleichen Niveau auf. Die Untersuchung jüngerer und älterer Thiere sowie die Isolirung der Elemente muss weitere Aufschlüsse über die eigenthümlichen Gebilde liefern. Das meinen Untersuchungen zu Grunde liegende, aus der Ostsee stammende Exemplar besitzt eine Körperlänge von 0.19 m.

Bei dem hohen Interesse, welches die dargelegten Eigenthümlichkeiten der Riechschleimhaut beanspruchten, wurde eine grössere Anzahl von Fischspecies zur Untersuchung herangezogen, um die Geruchsknospen womöglich in weiterem Umfange nachzuweisen. Wenn auch nur der kleinere Theil den gehegten Erwartungen entsprach, so wird doch ein weiterer Fortschritt in der Richtung, die diese Untersuchungen anstreben, bei reichlichem Materiale gar bald zu erreichen sein. Es lässt sich ja vermuthen, dass die näheren Verwandten der mit Geruchsknospen versehenen Familienrepräsentanten diesen im Baue ihrer Regio olfactoria wesentlich gleichen, eine Vermuthung, die sich bezüglich der Umbra Crameri bewahrheitete. Wenn wir

dies auf die Familien der Scomberesocidae, Esocidae, Triglidae und Gobiidae anwenden, so resultirt eine ansehnliche Zahl von Fischspecies, welche die Geruchsknospen selbst oder Reste derselben möglicher Weise besitzen. Die Zahl der speciell auf den Bau der Nasenschleimhaut untersuchten Fische ist gegenüber der Gesammtheit der Fischarten eine sehr kleine.

Geruchsknospen wurden bei folgenden darauf hin untersuchten Fischen vermisst: Anguilla anguilla, Conger vulgaris, Cyprinus carpio, Barbus fluviatilis, Tinca vulgaris, Carassius vulgaris, Cobitis fossilis, Gobio fluviatilis, Ophidium barbatum, Lota vulgaris, Motella, Stromateus, Acerina cernua, Perca fluviatilis, Gasterosteus pungitius, Syngnathus acus und Zoarces viviparus. Von Plagiostomen wurden untersucht: Scyllium catulus, Mustelus laevis (Embryo), Torpedo marmorata und Trygon pastinaca (junges Exemplar).

Die Mehrzahl dieser Formen bietet bei flüchtigerer Beobachtung nichts Bemerkenswerthes, nur über einige von ihnen habe ich Weniges zu sagen. Jene absolute Gleichförmigkeit des Riechepithels, welche man fast allgemein anzunehmen pflegt, ist nur in seltenen Fällen wirklich vorhanden. Sehr gewöhnlich ist es durch Streifen von gemeinem Epithel in einzelne grössere Partieen getheilt. Dieses Verhältniss ist bei einigen Species ein derartiges, dass sich deren Regio olfactoria der aus Geruchsknospen zusammengesetzten von Trigla anreihen lässt. In diesem Sinne darf vor Allem das Riechepithel von Fierasfer, dem interessanten Holothurien bewohnenden Fische, aufgefasst werden. Im makroskopischen Baue ist eine ausgezeichnete Anpassung durchgeführt. Die Schleimhaut bildet eine grössere Anzahl von einer Längsfalte beiderseits sich abzweigender Querfalten, welche einander parallel sind. Die der vorderen Nasenöffnung zunächst stehenden sind niedrig, die folgenden nehmen allmählich an Länge zu, erheben sich von der Anwachsungsstelle und biegen sich mit ihren Enden gegen einander um. Sie nehmen eine mehr und mehr sichelförmige Gestalt an und stossen schliesslich mit den Enden in der Mittellinie oberhalb der Längsfalte zusammen, wodurch ein von diesen Querfalten umfasster Canal entsteht. Durch diesen Canal strömt das in die Nasengrube aufgenommene Wasser und kommt mit dem Riechepithel in der ausgiebigsten Weise in Berührung (Fig. 24, Taf. XIII). Auf verticalen Durchschnitten dieser Falten erscheint ein gleiches Verhältniss zwischen Sinnesepithel und indifferentem Epithel, wie wir es bei Cottus scorpius kennen lernten (Fig. 17, Taf. XIII), es sind also die Beziehungen zu Trigla gurnardus vermittelt. Die Faltenrücken tragen ein niedriges geschichtetes Epithel, nur auf den Seitenebenen der Falten und in den Faltenthälern breitet sich das Riechepithel gleichmässig aus. Beide Epithelarten sind scharf gegen einander abgegrenzt.

Conger vulgaris. Die Riechschleimhautfalten zeichnen sich dadurch aus, dass das sie gleichmässig bedeckende Riechepithel am Grunde plötzlich

absetzt, um einem bedeutend niedrigeren indifferenten Epithel Platz zu machen; dieses erstreckt sich nur in den Thalsohlen entlang. Querschnitte der Falten nehmen die Form von sehr hohen, spitzen Dreiecken an, welche mit einem kurzen Stiel dem Nasengrunde aufgewachsen sind. Aehnlich verhält sich die Riechschleimhaut von Anguilla. Man wird daran erinnert, dass auch in den Faltenthälern von Trigla die Knospen nicht selten einem nervenlosen Epithel weichen.

Gobio fluviatilis. Die Bedeutung der eigenthümlichen Gruppen birnförmiger Zellen, die sich an einigen Stellen der Nasenschleimhaut von Gobio fluviatilis finden, muss ich zweifelhaft lassen. Es sind wenig zahlreiche Gebilde, die etwas unterhalb der freien Faltenränder liegen. In Fig. 18 auf Taf. XIII sind drei derselben im Durchschnitt abgebildet. Die birnförmigen Zellen liegen dicht neben einander und tragen ihre Kerne in den basalen Enden, sie reichen nur bis etwa in die Mitte der Epithelschicht hinab, unterhalb derselben befinden sich Zellen, welche den Reagentien weniger Widerstand leisten und sich nur in ihren Kernen deutlich conserviren. Die Zellen, welche die Organe peripherisch begrenzen, sind keilförmig, ihr Kern ist der freien Zellenfläche nahe gerückt (Fig. 18, Taf. XIII).

Carassius vulgaris. Die Oberfläche der Riechschleimhaut ist uneben, an zahlreichen Stellen erhebt sie sich zu kleinen, niedrigen Hügeln; die Oberfläche dieser Hügel ermangelt sehr oft der Flimmerhaare. Diese oberflächlich angedeutete Differenzirung ist auch durch die Epithelschicht hindurch zu verfolgen (Fig. 34, Taf. XIV). Die die sanften Hügel zusammensetzenden Zellen sind von homogenerer und consistenterer Beschaffenheit als diejenigen, welche mit ihren freien Enden tiefer liegen.

Motella. Das homogene Riechepithel weicht auf den freien Faltenrändern einem niedrigen Deckepithel. Die Blutgefässe spielen eine hervorragende Rolle. Abgesehen von der Menge der Blutcapillaren ist besonders das Auftreten von gewaltigen Blutsinus bemerkenswerth, welche am Grunde der Falten liegen und in dieselben bis zur Mitte emporsteigen. Die Falten erscheinen dadurch in ihrem basalen Theile bedeutend verdickt. Die Capillaren beeinflussen sogar das Epithel in der Weise, dass sie in dasselbe eintreten und, auf kleine Strecken, ganz von ihm umschlossen, in ihm verlaufen. Ja es kommt vor, dass innerhalb der Epithelschicht zwei Capillaren über einander liegen. Das Eindringen der Blutgefässe in das Epithel ist offenbar auch in diesem Falle eine secundäre Bildung, sie drängen sich zunächst in das Epithel empor und werden schliesslich von letzterem umwachsen. Es ist zwar nicht ersichtlich, welche besondere Aufgabe eine so weit über das gewöhnliche Maass gesteigerte Blutzufuhr zu erfüllen hat, wir schliessen aber daraus hier mit besonderer Evidenz auf die Wichtigkeit der Blutgefässe im Geruchsorgane.

Perca fluviatilis. Das gleichförmig ausgebildete Riechepithel bietet nichts Bemerkenswerthes. Nur über den Mechanismus der Wasseraufnahme in die Nasengruben sei Weniges gesagt. Die kleine vordere Nasenöffnung wird von einer papillenförmigen Klappe gedeckt, die grössere hintere Oeffnung entbehrt einer Verschlusseinrichtung. Die Entfernung der beiden Oeffnungen von einander, also auch die die Grube üderdeckende Hautbrücke, ist grösser als bei Cypriniden. Der Mechanismus, durch welchen dem Sinnesepithel das Wasser zugeführt wird, ist der denkbar einfachste. Es sind nicht besondere, dem Geruchsorgan unmittelbar zukommende Vorrichtungen getroffen, um einen Wechsel des Mediums zu unterhalten. Dieser Wechsel wird vielmehr durch die Athembewegungen und zwar durch Vermittelung des Oberkieferapparates bewirkt. Beobachtet man das Thier, wenn es ruhig im Wasser steht, so bemerkt man, dass die Wasserzufuhr in die Nase mit den Athembewegungen den gleichen Rhythmus einhält, beim Oeffnen des Mundes strömt das Wasser in die Nasengruben ein, beim Schliessen findet die Rückströmung statt. Die Strömung erfolgt vorzugsweise durch die hintere, weitere Nasenöffnung, möglicher Weise ist die vordere Nasenöffnung mehr beim schnellen Schwimmen an der Wasseraufnahme betheiligt. Die schwache Strömung des Wassers ist nur bemerkbar, wenn in demselben feine Partikelchen suspendirt sind, welche die Bewegung sichtbar machen. Bequemer lässt sich der Mechanismus beobachten, wenn man das Thier aus dem Wasser nimmt, den Unterkiefer kräftig mit der Pincette fasst und nun die Athembewegungen durch Oeffnen und Schliessen des Mundes willkürlich vollzieht. Beim jedesmaligen Oeffnen erweitert sich der Innenraum der Nase, die Hautbrücke senkt sich, gleichzeitig strömt Luft ein, welche in dem adhärirenden Wasser in Blasenform fixirt wird. Schliesst man nun den Mund, so hebt sich die zwischen beiden Oeffnungen ausgespannte Brücke, die Luftblase aber wird durch die hintere Nasenöffnung ausgestossen. Die anatomischen Einrichtungen dieses Mechanismus habe ich nicht weiter verfolgt, es scheint aber der Erfolg mit den einfachsten Mitteln erzielt zu werden, nämlich dadurch, dass vom Oberkiefer ein rundlicher Fortsatz in den Nasenraum hineinragt, welcher beim Oeffnen des Mundes nach abwärts gezogen wird und dadurch das Nasenlumen erweitert; die ganze Vorrichtung ist einem Pumpenapparat zu vergleichen.

Plagiostomen.

In der Nasenschleimhaut der Plagiostomen konnten Geruchsknospen nicht nachgewiesen werden. Das Riechepithel stellt indess auch hier keine einheitliche Fläche dar, was schon Leydig bekannt war und von M. Schultze in bestimmterer Form ausgesprochen wurde. Die in der

Mittellinie der Regio olfactoria verlaufende Hauptfalte, von welcher sich die Falten erster Ordnung beiderseits abzweigen, ist von einem flimmerlosen, grosszelligen Plattenepithel bekleidet. Auf den Schleimhautfalten erster Ordnung ist das Riechepithel nur so weit verbreitet, als sich die niedrigen secundären Falten erstrecken. Diese nur bei Scyllium etwas längeren secundären Falten erheben sich auf den Falten erster Ordnung, um zu enden, bevor sie den freien Rand der letzteren erreicht haben. Auch diese secundären Falten scheinen nicht gleichmässig von Riechepithel bedeckt zu sein. Schon M. Schultze sagt, dass die Geruchsnervenzweige nicht in die oberen Ränder derselben hinaufsteigen. Es ist wahrscheinlich, dass das Riechepithel nur die rinnenförmigen Thäler zwischen den niedrigen secundären Falten auskleidet, dass dagegen den freien Faltenrändern die Riechzellen fehlen. Die Stützzellen schliessen nach aussen mit einer starken Membran ab, welche von Porencanälen durchsetzt wird.

Wir dürfen überhaupt nicht erwarten, bei den Plagiostomen Geruchsknospen von der geschlossenen Form zu finden, wie sie bei Knochenfischen vorkommen. Die Endknospen in der Haut der Plagiostomen sind nach Merkel's (33) Untersuchungen unvollkommener gebaut als die der Knochenfische, insofern sie sich durch unbestimmtere Umrisse als wenig individualisirte Organe erweisen. Genetische Beziehungen zwischen Riechepithel und Endknospen dürften darum auch wohl für die Plagiostomen anzunehmen sein; mit um so grösserem Rechte können wir diese Annahme aufrecht erhalten, als Riechepithel und Endknospen der Plagiostomen diejenigen Merkmale gemeinsam besitzen, welche wir sowohl an dem Riechepithel als an den Endknospen der Knochenfische vermissen.

Im Riechepithel der Knochenfische reichen nämlich sowohl Stütz- als Riechzellen von der freien Oberfläche des Epithels bis auf das Bindegewebe hinab, eben dies findet in den End- und Geruchsknospen statt. Im Riechepithel der Plagiostomen sind es nur wenige Stützzellen, welche die Epithelschicht ganz durchsetzen. Die die Oberfläche erreichenden enden, meist spitz zulaufend, in oder etwas unter der mittleren Höhe der Epithelschicht. Dem Bindegewebe sitzt eine tiefere Schicht indifferenter Epithelzellen auf, von M. Schultze als Ersatzzellen bezeichnet, welche sich nach oben verschmälern und nicht an die Oberfläche des Epithels hinaufreichen. Dieser Gegensatz im Baue des Riechepithels von Plagiostomen und Knochenfischen ergiebt sich auch aus der Vergleichung der Fig. 1, Taf. I mit Fig. 6, Taf. IV in M. Schultze's Abhandlung (11). Nun wissen wir durch Merkel (33), dass auch in den Endknospen der Plagiostomen die Stützzellen in zweifach oder mehrfach über einander geschichteter Lage vorhanden sind.

Riechepithel und Endknospen der Plagiostomen sind also durch die

Lagerung der Stützzellen mit einander verknüpft und unterscheiden sich vom Riechepithel und den Endknospen der Teleostier, welche ihrerseits in der Lagerung ihrer Stützzellen übereinstimmen.

Rückblick und allgemeine Ergebnisse.

Im Vorangehenden sind die einzelnen anatomischen Thatsachen dargestellt, wie sie sich der Beobachtung darboten, ohne Rücksicht auf etwa hervortretende allgemeine Gesichtspunkte und ohne genaueres Eingehen auf gegenseitige Beziehungen. Die Darstellung konnte auf diese Weise übersichtlicher ausfallen, während zugleich eine Gesammtübersicht und Erörterung der Thatsachen hier am passenden Orte sein dürfte.

Bei einem Rückblick auf die thatsächlichen Befunde sind es die mit Geruchsknospen ausgestatteten Formen, welche nochmals das Interesse in erhöhtem Maasse in Anspruch nehmen. Es ist zunächst das morphologische Verhältniss der Geruchsknospen zu den ihnen am nächsten stehenden Organen zu bestimmen und zu begründen. Schon mehrfach ist oben die vollkommene morphologische Gleichwerthigkeit der Geruchsknospen, der Endknospen und der Geschmacksknospen hervorgehoben worden. Bezüglich Belone, Exocoetus volitans und Trigla gurnardus bedarf diese Behauptung keiner weiteren Begründung, nachdem festgestellt wurde, dass die Geruchsknospen dieser Thiere in Grösse, Form und im inneren Baue den End- und Geschmacksknospen durchaus gleichen. Der sich innerhalb enger Grenzen vollziehende Wechsel in der Grösse der Geruchsknospen von Belone steht ganz im Einklange mit dem, was Engelmann (23) und J. Hönigschmied (30) von den Geschmacksknospen der Säugethiere berichten, und was F. Merkel (33) ausführlicher über die Endknospen der Fische sagt. „Ihre Grösse", sagt J. Hönigschmied über die Geschmacksknospen der Säugethiere, „unterliegt bei verschiedenen Thieren und oft an einem Individuum grossen Schwankungen, nicht regelmässig sind sie an ihrem dem Bindegewebe zugekehrten, centralen Ende am breitesten" (so auch die Geruchsknospen von Trigla), „zuweilen sitzen sie mit einem schmäleren Halse dem Stroma auf und erreichen erst weiter nach aussen, oft kurz vor ihrer Spitze, die grösste Breite" (so die Geruchsknospen von Belone).

Die Aehnlichkeit des Riechepithels dieser Fische mit dem Endknospen enthaltenden Epithel des Kopfes ist eine so grosse, dass die morphologische Gleichwerthigkeit beider ohne Weiteres einleuchtet. Diese Auffassung wäre mit Rücksicht auf die Entwickelung des Geruchsorganes aus dem äusseren Keimblatte und die Häufung der Endknospen in der Epidermis des Kopfes schon a priori nicht geradezu von der Hand zu weisen. Ja bei dem heutigen Stande der morphologischen Anschauungen, welche aus der Ent-

wickelungslehre und speciell aus dem Studium der Ontogenie hervorgewachsen sind, kann es nicht allein nicht überraschen, sondern muss es sogar als eine naturgemässe Consequenz erscheinen, dass eine direct nachweisbare und unmittelbar in die Augen fallende Uebereinstimmung zwischen Sinnesorganen solcher Körpertheile besteht, die wie die Epidermis, die Mund- und Nasenschleimhaut gleicher Abstammung sind und so wenig in ihrer weiteren Ausbildung divergiren.

Was die Häufung der Geruchsknospen in der begrenzten Regio olfactoria anlangt, so sind analoge Vorkommnisse in der Häufung der Endknospen gegeben; wo es sich darum handelt, eine intensivere und specifischere Leistung der Endknospen zu erreichen, häufen sich dieselben an begrenzten Körperstellen fast in dem Grade, wie in der Regio olfactoria von Belone, Exocoetus und Trigla. Ich erinnere nur an die als Tastorgane anzusehenden Barteln, Lippenränder und Flossenstrahlen, an denen sich die Endknospen oft in überaus grosser Zahl und dicht neben einander stehend finden.

Endknospen von dem Umfange der in der Nase von Esox und Umbra gefundenen Geruchsknospen sind bisher nicht bekannt geworden, nur die Geschmacksscheiben auf der Zunge des Frosches lassen sich ihnen vergleichen. Ich halte es deshalb nicht für überflüssig, diese grössere Ausdehnung der Geruchsknospen durch einige Worte zu begründen, zumal da bisher Niemand den Versuch gemacht hat, diesen schon seit längerer Zeit aus der Nase von Esox als „secundäre Geruchsgruben" bekannten Organen ihre wahre morphologische Stellung anzuweisen. Ihre Zusammensetzung und Structur weicht nicht im Geringsten von der der Endknospen ab, ganz allein die bedeutendere Grösse ist das Unterscheidende.

Die Inconstanz in der Grösse der Endknospen sowohl als der Geschmacksknospen, selbst bei demselben Individuum, ist der erste Ausdruck davon, dass diese Organe unter geeigneten Bedingungen fähig sind, an Grösse zuzunehmen. Man wird zugeben, dass ausserordentlich günstige Bedingungen für diesen Vorgang durch die Einsenkung in eine Grube von der Beschaffenheit des Geruchsorganes gegeben sind, welches den Knospen neben ausgiebigem Schutze einen regen Nahrungszufluss bietet. In geringerem Grade macht sich das Vergrösserungsbestreben schon an den Geruchsknospen von Trigla geltend, aber nur wenige Knospen überschreiten die normale Grösse um ein Beträchtliches. Dagegen findet man in der Regio olfactoria von Exocoetus volitans neben Geruchsknospen von normaler Grösse durch jede Uebergangsabstufung solche von ansehnlichem Durchmesser. Die grossen Geruchsknospen sind durch Vermittelung dieser Uebergangsformen auf das Innigste mit denen von normaler Grösse verknüpft. Esox und Umbra entwickeln sämmtliche Geruchsknospen zu einer Grösse,

welche bei Exocoetus nur für einen Theil annähernd erreicht ist. Die Vergrösserung beruht in diesem Falle auf greifbaren Ursachen: wo es erforderlich, schafft die Natur für vorhandenen Mangel Ersatz, hier wird die geringe Anzahl der Organe durch ihre grössere Entwickelung compensirt.

Dürften auch diese Ausführungen allein schon genügen, den grösseren Geruchsknospen ihre Gleichstellung mit den Endknospen zu sichern, so mag doch noch betont werden, dass die grössere Entfaltung der Endknospen als Geruchsknospen ihr Analogon besitzt. Bei den anerkannten innigen Beziehungen, welche zwischen Endknospen und Nervenhügeln ebensowohl in anatomischer als physiologischer Hinsicht bestehen, ist der Analogieschluss von besonderem Gewicht. Die Nervenhügel sind nicht an den Verlauf der Seitenlinie gebunden, sie finden sich vielmehr bei einer überwiegenden Anzahl von Species über den ganzen Körper zerstreut, so z. B. bei Esox, Umbra und Gobius niger. Diese freistehenden Nervenhügel verhalten sich in jeder Beziehung zu den in die Seitencanäle eingeschlossenen, wie die Endknospen zu den Geruchsknospen. Die Endknospen repräsentiren den Geruchsknospen gegenüber einen primären Zustand, ebenso sind die freien Nervenhügel die ursprünglichen Organe ihrer Art, denn wir wissen, dass sich die Nervenhügel der Seitencanäle als freistehende Organe entwickeln, und dass die Einsenkung ein secundärer Vorgang ist. Der Querschnitt der freistehenden Nervenhügel ist ein vollkommen kreisförmiger, der Durchmesser hält sich innerhalb enger Grenzen und besitzt eine unbedeutende Grösse. Sobald die Nervenhügel in die Seitencanäle eintreten, machen sich die veränderten Bedingungen nach derselben Richtung geltend, in der die Einsenkung in die Geruchsgruben auf die Endknospen modificirend wirkte. Sie gewinnen sehr an Ausdehnung in der Fläche und bekunden zugleich einen erheblichen Wechsel in der Grösse, indem sie vom Kopfe nach dem hinteren Körperende allmählich kleiner werden. Recht anschaulich stellt sich das Verhältniss dar, wenn man auf demselben Praeparat freie und in Seitencanälen gelegene Nervenhügel mit einander vergleichen kann. An Querschnitten des Kopfes von Umbra treten gar nicht selten neben Geruchsknospen beide Arten von Nervenhügeln zugleich auf (Fig. 19, Taf. XIII). Der Grössenunterschied zwischen den freien (*n*, *n* in Fig. 19, Taf. XIII) und den im Seitencanal eingeschlossenen Nervenhügeln (*n'*) ist mindestens ebenso bedeutend wie die Differenz in der Grösse der End- und Geruchsknospen. Die Nervenhügel der Seitencanäle sind meist, so z. B. bei Scyllium und Salmo fario nach Solger (35), in der Längsrichtung der Canäle gestreckt (Nervenleisten Merkel's), ein Verhalten, welches wir für die Geruchsknospen von Esox und Umbra ebenfalls constatiren konnten. Uebereinstimmend erklärt sich die langgezogene Form dieser Organe durch die mechanische Beeinflussung von Seiten der umgebenden Theile. Nimmt

man nun keinen Anstand, beide durch ihre Grösse differente Arten von Nervenhügeln als dieselben Organe zusammenzufassen, so wäre es ungereimt, die Grösse als principielles Unterscheidungsmerkmal für die End- und Geruchsknospen geltend zu machen.

Sind also alle unsere Geruchsknospen zweifellos dieselben morphologischen Gebilde wie End- und Geschmacksknospen, so bleibt noch ein weiter Spielraum für die Voraussetzung einer verschiedenartigen molecularen Structur der sie zusammensetzenden Elemente, um eine verschiedene Function der End- und Geruchsknospen begreiflich zu finden. Die völlig veränderten Existenzbedingungen, denen die Endknospen in der Nasengrube ausgesetzt werden, haben eine solche Verschiedenheit der Structur nothwendig zur Folge.

Ebenso gering wie zwischen End- und Geruchsknospen ist der Unterschied zwischen dem indifferenten Epithel der Regio olfactoria und der Epidermis. In allen Fällen ist es mehrschichtig, oft, z. B. bei Belone und Cottus, sind die obersten Zellenlagen stark abgeplattet, das die Nasengrube von Umbra auskleidende indifferente Epithel besitzt fast genau die Beschaffenheit der Epidermis.

Durch den Nachweis, dass die Geruchsknospen morphologische Aequivalente der Endknospen sind, ist das aus Geruchsknospen zusammengesetzte Riechepithel als eine niedere und unentwickelte Bildung charakterisirt. Vergleichen wir nun das Geruchsorgan, welches Geruchsknospen enthält, mit demjenigen, dessen Riechepithel eine mehr oder minder einheitliche Decke bildet, in Bezug auf die allgemeine Form und die Vertheilung des sensoriellen Substrates, so ergiebt sich, dass keine principielle Verschiedenheit zwischen beiden auffindbar ist. Esox und Trigla schliessen sich in der Form ihres Geruchsorganes und in der Anordnung der Schleimhautfalten der überwiegenden Mehrzahl der Fische eng an, welche eine einheitliche Regio olfactoria besitzen. Die Geruchsknospen von Trigla nehmen genau denselben Raum auf den Schleimhautfalten ein, über welchen sich bei Cottus scorpius und Fierasfer das homogene Riechepithel erstreckt. Der Unterschied liegt allein darin, dass sich bei Trigla das sensorielle Substrat aus einzelnen Geruchsknospen zusammensetzt, während es sonst eine einheitliche Fläche darstellt. Beide Arten von Riechepithel sind also nichts weniger als principiell verschieden, sie sind nur verschiedene Entwickelungsstadien desselben Substrates. Repräsentirt nun, wie gar nicht anders denkbar, die aus Geruchsknospen constituirte Regio olfactoria einen primären und niederen Zustand, so ist das homogene Riechepithel ganz selbstverständlich eine secundäre Bildung, d. h. die einheitliche Regio olfactoria entwickelt sich aus einer Summe von Geruchsknospen, welche mit einander verschmelzen. Diese Behauptung ist festbegründet, nicht allein durch den

Nachweis aller Stadien dieses Umbildungsprocesses, sondern auch durch die Thatsache, dass sich diese verschiedenen Stadien wirklich im Sinne dieser Entwickelung weiter bilden.

Die diesen Folgerungen zu Grunde liegenden Thatsachen sind durch Beobachtungen an verschiedenen ausgebildeten Thieren gewonnen, das Studium der ontogenetischen Entwickelung konnte ich darum nicht in Angriff nehmen, weil mir eine genügende Anzahl von Entwickelungsstadien derselben Art nicht zu Gebote stand. Nur Forellenembryonen, welche noch von der Eischale umschlossen, also sehr wenig ausgebildet waren, konnte ich auf die Beschaffenheit der Regio olfactoria untersuchen. Dieselbe ist zwar für unsere Auffassung des Riechepithels nicht beweisend, kann indess ebensowenig als Gegenbeweis gelten. Ueber das hohe phylogenetische Alter des Geruchsorganes belehrt das frühzeitige Auftreten an den Embryonen. Die Endknospen der Epidermis scheinen aber nicht minder alte Organe zu sein, denn jene Embryonen zeigten dieselben schon in gleichem Grade entwickelt wie das Riechepithel. Auch wissen wir durch Merkel, dass die Endknospen in den Epithelpapillen der Cirrhen bei Amphioxus ihre Vorläufer haben. Wie sich diese Organe aus dem Ektoderm herausdifferenziren, ist noch nicht festgestellt, es scheint aber sicher, dass sich sowohl Riechepithel als Endknospen differenziren, bevor das Ektoderm ein mehrschichtiges wird. Nur die Vermehrung der Endknospen durch Theilung ist von Merkel mit Bestimmtheit constatirt worden, ein Vorgang, den vor ihm Malbranc (27) an den Sinnesorganen der Seitenlinie bei den Amphibien beobachtet hatte. Das Geruchsorgan der von mir untersuchten Forellenembryonen ist eine noch einfache, flache Grube, in deren Grunde sich das langzellige Riechepithel in Form einer gleichmässigen runden Platte angelegt hat. Dieses Stadium darf vielleicht als ein indifferentes betrachtet werden, nämlich als eine einzige Knospe, aus welcher durch fortgesetzte Theilungen Geruchsknospen entstehen. Müssen sich doch aus den wenigen embryonalen Endknospen des Kopfepithels ebenfalls die zahlreichen Organe entwickeln, welche wir in dieser Gegend beim erwachsenen Thiere finden. Da aber die Regio olfactoria der erwachsenen Forellen eine einheitliche Fläche darstellt, so müssten die entstandenen Geruchsknospen im Laufe der weiteren Entwickelung wieder mit einander verschmelzen. Es mag diese Annahme etwas gezwungen erscheinen, im Hinblick auf die ganz gleiche Entwickelung der Regio olfactoria von Salamandra maculosa gewinnt sie einige Wahrscheinlichkeit.

Aber auch in Ermangelung directer ontogenetischer Beobachtungen glaube ich durch meine an entwickelten Thieren ausgeführten Untersuchungen eine hinreichend gesicherte anatomische Grundlage gewonnen zu haben, um die Entwickelung des Riechepithels in der angegebenen Weise nicht allein festhalten, sondern auch in ihrem ganzen Verlaufe klar überschauen zu können.

Das Bestreben der Geruchsknospen sich auf Unkosten des umliegenden Epithels zu vergrössern, ist in jedem Falle nachgewiesen. Die oben eingehaltene Ordnung der untersuchten Fische repräsentirt uns eine Entwickelungsreihe in Bezug auf das Riechepithel; fast Schritt für Schritt ist die Umbildung zu verfolgen. Wir sind aber im Stande, die Entwickelung des Geruchsorganes von seiner ersten Anlage aus zu überschauen, wenn wir an die von Milne Marshall aufgestellte Hypothese anknüpfen. Die Geruchsgruben werden von diesem Anatomen als Homologa der Kiemenspalten gedeutet, sie sind Kiemenspalten, die bei den Fischen nicht zum Durchbruch nach der Mundhöhle gelangen. Er stützt seine Theorie auf entwickelungsgeschichtliche Beobachtungen, besonders auf die embryonale Entwickelung der Geruchsorgane bei den Amphibien. Der noch sehr hypothetische Charakter dieser Auffassung liess ihr eine allgemeinere Anerkennung nicht zu Theil werden. Und in der That möchten die ihr zu Grunde gelegten Thatsachen nicht dazu berechtigen, weitgehende Schlüsse auf sie zu bauen. „Es liegt eine grosse Gefahr in dem natürlichen und innerhalb gewisser Grenzen gerechtfertigten Bestreben, die Resultate der Beobachtung nach theoretischen Gesichtspunkten zu deuten und zu corrigiren. Diese Gefahr ist fast ausnahmslos mit der Aufstellung jeder Hypothese, ja mit jedem theoretischen Streben verbunden.“[1] Wenn ich demnach für die Marshall'sche Hypothese eintrete, so geschieht dies hauptsächlich, weil die Resultate der vorliegenden Abhandlung ihr eine neue Stütze zu geben geeignet sind. Schon ältere Anatomen haben Aehnlichkeiten zwischen Kiemenspalten und Geruchsorganen der Fische erkannt. Treviranus (3) bemerkt, dass die Geruchswerkzeuge der Fische mit den Respirationsorganen derselben in dem blättrigen Baue und dem grossen Reichthum an Blutgefässen übereinstimmen. Auch Stannius (4) hebt die „unverkennbare Aehnlichkeit der Riechschleimhautfalten mit den Stützen der Kiemenblättchen“ hervor. In der That erinnert auch der Verlauf der Blutcapillaren in den Riechschleimhautfalten lebhaft an die Kiemenblättchen. Nun ist bekannt, dass die Kiemenbögen zahlreiche Endknospen tragen, diese Endknospen aber finden sich in den Geruchsgruben als Geruchsknospen wieder. Demnach ist eine neue, nicht unwesentliche Beziehung der Geruchsgruben zu den Kiemenspalten constatirt worden. Die Thatsache, dass sich das viel höher complicirte Gehörorgan gleichfalls aus einer Kiemenspalte hervorbildet, dürfte dazu beitragen, die Bedenken gegen die dargelegte Hypothese erheblich abzuschwächen.

Mit Anerkennung der Marshall'schen Hypothese ist nun die Entwickelung des Geruchsorganes leicht verständlich: Wie sich die Kiemen-

[1] Lothar Meyer, *Die modernen Theorieen der Chemie.*

spalten aus dem Ektoderm herausdifferenziren und die Endknospen desselben unter wenig geänderten äusseren Bedingungen bewahren, so nehmen auch die Geruchsgruben als rudimentäre Kiemenspalten ihre Endknospen mit in die neuen Verhältnisse hinüber. Die Beziehungen zur Aussenwelt erleiden aber durch den besseren Abschluss der Geruchsgruben eine wesentliche Aenderung, welche eine Um- und Weiterbildung der Endknospen zu einem specifischen Sinnesorgane, dem Geruchsorgane, nothwendig zur Folge hat. Wenn wir die Geruchsorgane als Kiemenspalten auffassen, so erklärt sich in ungezwungener Weise auch der ungewöhnliche Reichthum an Blutgefässen. Vermöge dieses ursprünglichen reichen Blutzuflusses waren Kiemenspalten ganz besonders geeignet, ihre Endknospen zu einem specifischen Perceptionsorgane für chemische Agentien umzubilden, da die Bedingungen eines regen Stoffumsatzes behufs beständiger Regenerationsvorgänge von vornherein erfüllt waren.

Die Regio olfactoria von Belone ist diejenige, welche den ursprünglichen Charakter möglichst getreu bewahrt. Aber wir dürfen den Verhältnissen angemessen nur in den allerwenigsten Fällen hoffen, eine gleich conservative Regio olfactoria zu finden. Zwei Momente sind es vor Allem, welche auf die Um- und Weiterbildung der Geruchsknospen von grösstem Einfluss sind, die schützende Eigenschaft der Nasengruben, welche die Geruchsknospen gegen mechanische Insult sichert, und die ausserordentlich gesteigerte Blutzufuhr. Keine dieser Bedingungen ist für die Endknospen der Epidermis erfüllt. Die exponirte Stellung und die damit verbundene stete Gefährdung derselben gestattet ihnen nicht sich zu vergrössern und so den zerstörenden Agentien eine grössere Angriffsfläche darzubieten. Die Epidermis muss sich, um ihrer Aufgabe als schützende Decke zu genügen, so bedeutend verdicken, dass die Endknospen auf Cutispapillen zu stehen kommen, indem sie einerseits aus nur einer Schicht langer Zellen zusammengesetzt sind und andererseits die freie Epitheloberfläche erreichen müssen. Diese Stellung bedingt ein ungünstigeres Verhältniss zum Zufluss der ernährenden Säfte, wodurch einer Vergrösserung der Endknospen vorgebeugt ist. Die Regio olfactoria von Belone unterliegt noch annähernd denselben Bedingungen wie die äussere Haut, denn dem Schutze der Geruchsknospen ist bei dem unvollkommenen Abschlusse der Nasengruben nur ungenügend Rechnung getragen, zudem sind auch die Blutgefässe verhältnissmässig sehr spärlich vertreten. Daraus erklärt sich wohl die geringe Umbildung der Geruchsknospen. Nur ein Schritt ist in der Richtung der weiteren Entwickelung gethan, das indifferente Epithel ist an seiner basalen Fläche mit den Knospen in gleiches Niveau getreten. Dem Schutze der Nasenschleimhaut wird durch die stattgefundene Einsenkung unter das Niveau der Körperfläche in ausgiebiger Weise genügt, sodass eine Erniedrigung des

indifferenten Epithels eintreten konnte. Damit werden die Ernährungsbedingungen für die Geruchsknospen günstigere, und zwar um so mehr, wenn die Höhe des indifferenten Epithels so weit abnimmt, dass sich das Verhältniss zwischen diesem und den Knospen umgekehrt gestaltet wie in der äusseren Haut. Dieses Verhältniss hat sich in der Regio olfactoria von Esox und Umbra ausgebildet, wo die Geruchsknospen mit ihren basalen Enden tief in das Bindegewebe hineinragen. Die resorbirende Fläche der Geruchsknospen gewinnt dem indifferenten Epithel gegenüber die Oberhand, zumal die Masse der ersteren das letztere meist bedeutend überwiegt. Alle diese Momente im Verein mit dem ausgiebigen Schutze, welcher einer Entfaltung der freien Knospenflächen kein Hinderniss mehr entgegensetzt, müssen eine Vergrösserung der Geruchsknospen bewirken. Schliesslich muss die Regio olfactoria bei anhaltendem Erfolg des Vergrösserungsbestrebens der Knospen in ein einheitliches Sinnesepithel umgewandelt werden. Es sind vom theoretischen Standpunkte aus für die Entstehung eines einheitlichen Sinnesepithels aus einer Summe von Geruchsknospen zwei mögliche Fälle vorhanden. Einerseits können sich zwischen die Zellen des indifferenten Epithels neugebildete Sinneszellen einschalten, andererseits können die indifferenten Epithelstreifen unter gleichzeitiger Vergrösserung der Geruchsknospen resorbirt oder auf irgend eine andere Weise entfernt werden. Der erstere Vorgang ist der Natur der Sache nach in seinem Verlaufe schwierig zu verfolgen. Nach meinen Beobachtungen spricht Nichts für diesen Verlauf des Processes, welcher auch wegen Mehrschichtigkeit des indifferenten Epithels wenig Wahrscheinliches hat. Viel geringere Schwierigkeiten bietet die Beobachtung einer Resorption des Zwischenepithels, wenn eine solche wirklich stattfindet. Sämmtliche Thatsachen weisen unzweideutig darauf hin, dass die Entstehung einer einheitlichen Regio olfactoria aus der Summe der ursprünglich vorhandenen Geruchsknospen auf diesem Wege erfolgt. Dem entspricht auch die Thatsache, dass die Geruchsknospen, auch wenn sie eine bedeutende Grösse erreicht haben, bestimmt gegen das nicht nervöse Epithel abgegrenzt sind.

Verfolgen wir nun die Entwickelung der Regio olfactoria an der Hand unserer oben mitgetheilten Untersuchungsresultate, so haben wir an Belone anzuknüpfen. Betrachten wir einen senkrechten Durchschnitt des Epithels (Fig. 2, Taf. XII), so bemerken wir schon an diesem noch indifferenten Stadium, in welcher Richtung die weitere Entwickelung erfolgen muss. Die Basis der Geruchsknospen ist breit, ihr peripherisches Ende verschmälert sich, umgekehrt verhält sich das indifferente Epithel, seine grössere Masse ist nach aussen gedrängt, nur mit kleiner Fläche haftet es noch auf dem Bindegewebe. Der Effect ist eine Vergrösserung der Geruchsknospen, welche von deren Basis ausgeht, das Zwischenepithel wird entsprechend reducirt,

indem es besonders an der dem Bindegewebe aufsitzenden, verschmälerten Basis mehr und mehr schwindet. Die peripherischen Partieen dieses Epithels werden aber in ihrer Existenz in gleichem Maasse gefährdet, wie jene Resorption der basalen Theile vorwärts schreitet, weil mit dieser eine fortgesetzte Schmälerung in der Zufuhr der Nahrungsflüssigkeiten verbunden ist. Auf diese Weise bilden sich zunächst die flächenhaften Geruchsknospen von Exocoetus aus, zwischen denen das indifferente Epithel, namentlich in der Nähe des Bindegewebes, auf minimale Reste reducirt ist (Fig. 4, Taf. XII und Fig. 39, Taf. XIV), weiter aber findet die gänzliche Resorption dieser basalen Theile statt (Fig. 9, Taf. XII). Dadurch wird eine Verschmelzung dieser Geruchsknospen wenigstens in ihren basalen Hälften erreicht, während ihre peripherischen, schmäleren Enden durch die zwischen ihnen verlaufenden Epithelstreifen von einander isolirt werden. Wenn wir die Geruchsorgane von Belone und Exocoetus bei der nahen phylogenetischen Verwandtschaft im Sinne zweier Entwickelungsstadien betrachten durften, so gilt dasselbe für Trigla gurnardus und Cottus scorpius.

Ihrer Ausbildung nach entspricht die Nasenschleimhaut der Trigla derjenigen von Exocoetus, dagegen hat das Riechepithel von Cottus eine weitere Ausbildung erfahren. Auf den Schleimhautfalten von Trigla sind Geruchsknospen von typischer Form und Grösse neben solchen vertreten, welche sich in die Breite entwickelt haben, erstere nur nahe den freien Faltenrändern, letztere auf den Seitenwänden der Falten und in der Tiefe der Faltenthäler. Eine Verschmelzung der Geruchsknospen zu einer einheitlichen Fläche ist also angestrebt. Wir dürfen voraussetzen, dass bei der weiteren Entwickelung dieses Riechepithels die Verschmelzung der Geruchsknospen auf den Seitenflächen der Falten und in den Thälern am frühesten erreicht wird, dass sich dagegen die den freien Faltenrändern benachbarten typischen Organe einer Verschmelzung am längsten widersetzen. Die Nasenschleimhaut des Cottus entspricht dieser Voraussetzung durchaus. Die Rückenflächen der Falten enthalten keine nervösen Elemente. Die Verschmelzung der ursprünglich vorhandenen Geruchsknospen ist fast vollständig durchgeführt, die entsprechenden Theile der Falten, welche bei Trigla von den Geruchsknospen eingenommen werden, sind bei Cottus von einem einheitlichen Sinnesepithel bekleidet. Erst mit der Herstellung dieser Continuität des Sinnesepithels kann die Ausbildung von Flimmerhaaren auf den Stützzellen ihren Anfang nehmen. Die Stützzellen bewahren hier aber ihren ursprünglichen Charakter, der sie in den Endknospen auszeichnet, wenigstens muss die Abwesenheit der Flimmerhaare als sehr wahrscheinlich gelten. Es fehlen auch die sonst im homogenen Riechepithel verbreiteten Schleimzellen. Den directen Beweis für das ursprüngliche Vorhandensein von Geruchsknospen liefern die an den freien

Faltenrändern im Grenzgebiet zwischen Riech- und geschichtetem Epithel zurückgebliebenen Reste derselben. Als unvollkommen abgeschlossene Organe sind die buchtenförmig in das indifferente Epithel hineinragenden Theile des Riechepithels aufzufassen (*k*, Fig. 20, Taf. XIII). Die im Riechepithel selbst in Form von isolirten Pfeilern zurückgebliebenen Epithelfragmente zeigen in deutlichster Weise, wie das indifferente Epithel beseitigt wird. Diese Pfeiler und das mit diesen im Bau identische nervenlose Epithel überhaupt setzen sich an allen Stellen scharf und glatt gegen das Riechepithel ab. Es ist ganz natürlich, dass diese Epithelfragmente allein am Rande der Falten zu finden sind, denn daselbst sind die Geruchsknospen, wie wir bei Trigla sehen, klein und die zwischen ihnen verlaufenden Epitheltheile breit; diese setzen der Obliteration einen grösseren Widerstand entgegen als die schmalen Streifen zwischen den grossen Knospen. Nehmen wir an, dass die Geruchsknospen bei der Vergrösserung ihren kreisförmigen Querschnitt bewahren, so werden sie sich in einem gewissen Stadium ihres Wachsthums gegenseitig in bestimmten Punkten berühren. Tritt nun in diesen Punkten die Verschmelzung ein, so bleiben isolirte Pfeiler oder Inseln des geschichteten Epithels zurück. In diesem Stadium finden wir den Entwickelungsprocess an der Grenze gegen das indifferente Epithel der Faltenränder (Figg. 20 und 23, Taf. XIII).

Es handelt sich nun darum, diese Pfeiler aus dem Riechepithel hinwegzuschaffen, damit dieses eine vollkommen continuirliche Decke werde. Die noch vorhandenen Pfeiler befinden sich natürlich gleichfalls auf dem Wege des Verschwindens und müssen uns als Anhalt für die Art und Weise dienen, in welcher dies geschieht. Oben wurde nachgewiesen, dass Form und Ausbildung der Epithelfragmente nur eine Auffassung zulassen, dass sie nämlich eine continuirliche Reihe in Rückbildung begriffener Objecte darstellen. Die grösseren haben sich am wenigsten von der anfänglichen Form entfernt, sie durchsetzen das Riechepithel bis auf das Bindegewebe hinab, spitzen sich aber nach diesem hin zu und nehmen überhaupt eine gezwungene Form an. Da die in der Reihe der rückschreitenden Entwickelung folgenden Epithelpfeiler mehr und mehr an Grösse abnehmen, so folgt, dass neben dem mechanischen Drucke von Seiten des wachsenden Riechepithels gleichzeitig eine allmähliche Resorption wirksam ist. Das Riechepithel resorbirt zunächst den basalen Theil des Pfeilers, der dadurch seine Verbindung mit dem Bindegewebe aufgiebt und wegen der damit verbundenen Nahrungsentziehung seinem endlichen Schicksale um so sicherer entgegengeht (Figg. 20 und 23, Taf. XIII). Die Resorption Hand in Hand mit dem Drucke, durch den das keilförmige Gebilde nach aussen emporgepresst wird, hat schliesslich das Verschwinden der Pfeiler zur Folge, deren letzte Reste an der peripherische Fläche des Riechepithels abgeworfen werden

(*m'*, Fig. 23, Taf. XIII). Der Vorgang ist also ausserordentlich klar. Es entspricht ja der Consequenz, dass das Princip der Vergrösserung der percipirenden Fläche, welches sich makroskopisch in der Faltenbildung der Riechschleimhaut ausspricht, auch im Riechepithel selbst durchgeführt wird, dadurch nämlich, dass sich die Geruchsknospen auf Unkosten des Zwischenepithels ausbreiten.

Fassen wir nach der Ausbildung der Regio olfactoria Belone als erstes, Exocoetus als zweites, Trigla als drittes und Cottus als viertes Stadium, so haben wir eine continuirliche Entwickelungsreihe vor uns. Ihnen reiht sich Fierasfer an, dessen Regio olfactoria sich gegenüber der des Cottus durch das gänzliche Verschwinden der Epithelfragmente auszeichnet und deshalb als eine Weiterbildung derselben gelten darf.

Esox, Umbra und Gobius niger stellen nach der Entwickelung ihrer Nasenschleimhaut eine ganz ähnliche Reihe dar. Esox besitzt zwar Geruchsknospen von recht ansehnlicher Grösse, wir dürfen dessen Regio olfactoria indess insofern als indifferenten Zustand gelten lassen, als eine Verschmelzung der Geruchsknospen unter einander nirgends erfolgt. Dass eine solche trotz der bedeutenden Grösse der Organe nicht eintritt, kann gar nicht befremden, denn die relativ geringe Anzahl und die damit verbundene bedeutende gegenseitige Entfernung derselben erklären diesen Umstand hinreichend. Gehen wir zu Umbra über, so steht zwar die geringe Anzahl der Geruchsknospen — es finden sich nur vier oder fünf — einer Vereinigung derselben zu einer einheitlichen Fläche ebenfalls entgegen, allein die gegenseitige Entfernung ist an sich geringer, und die Organe vergrössern sich noch mehr, als dies bei Esox der Fall ist. Es findet dem entsprechend wenigstens eine theilweise Verschmelzung der Geruchsknospen statt, die wir in ihrer letzten Spur noch wahrnehmen konnten (*g*, Fig. 19, Taf. XIII). Die Geruchsknospen von Gobius niger endlich schreiten in ihrer Vereinigung noch weiter und bilden ein zusammenhängendes Sinnesepithel, dessen Continuität nur durch isolirt stehende Pfeiler und Streifen von indifferentem Epithel gestört ist. Es entspricht dieses Entwickelungsstadium der Regio olfactoria von Cottus scorpius.

Es scheint mir hinreichend erwiesen zu sein, dass sich thatsächlich aus einer Summe von Geruchsknospen eine einheitliche Regio olfactoria herausbildet, die Beschaffenheit des Riechepithels von Cottus, an dem wir auch den Verlauf dieser Entwickelung in aller Klarheit verfolgen konnten, muss auch die letzten Zweifel beseitigen.

Wenn ich eine gleiche Entwickelung für die Riechschleimhaut aller Fische postulire, so stütze ich mich auf schon oben angeführte Thatsachen, besonders aber auf die unten mitzutheilenden Beobachtungen an Amphibien, bin mir dabei jedoch wohl bewusst, dass einer solchen Annahme direct



beweisende Thatsachen noch nicht zu Grunde gelegt werden können. Die ontogenetische Entwickelung des Riechepithels konnte bei Salamandra maculosa umfassend studirt werden, sie vollzieht sich genau so, wie wir es für die Fische annehmen; die aus Geruchsknospen zusammengesetzte Regio olfactoria gestaltet sich zu einer homogenen Fläche. Unter den Amphibien beharren die Ichthyoden und die Tritonen auf dem Geruchsknospenstadium, die Batrachier hingegen weisen selbst in ihren Larvenformen keine Geruchsknospen mehr auf. Ein gleiches Verhältniss besteht unter den Fischen. Ein Theil bewahrt die Geruchsknospen, ein anderer Theil besitzt sie nur zu einer Zeit der individuellen Entwickelung. Wenn sich nun auch herausstellen sollte, — was allerdings nicht unmöglich ist — dass die Fische, deren Regio olfactoria eine gleichmässige Fläche darstellt, in der Jugend keine Geruchsknospen besitzen, so wären wir doch ebenso wenig berechtigt, dieser Riechschleimhaut eine principielle Stellung anzuweisen, als wir der Regio olfactoria des Frosches ihre genetischen Beziehungen zu derjenigen des Salamanders absprechen dürfen. Wir halten also an unserer Auffassung von der Regio olfactoria der Fische fest, dass sie sich aus den (ursprünglich einer Kiemenspalte zukommenden) Endknospen herausbildet. Das Riechepithel der Fische ist somit in den engsten genetischen Zusammenhang gesetzt mit den Tastorganen der Fische einerseits und mit den Geschmacksorganen der Säugethiere andererseits.

Billig darf man fragen: aus welchen Ursachen mussten sich die Geruchsknospen als in sich geschlossene Organe nun gerade bei diesen Fischen erhalten, während sie doch bei der grossen Mehrzahl ihre Selbständigkeit aufgegeben haben? Da sämmtliche Fische, für die wir die Geruchsknospen constatirt haben, im System eine relativ hohe Stellung einnehmen, so ist eine Beantwortung dieser Frage durch Verweisung auf eine allgemein niedrige Organisation von vornherein ausgeschlossen. Wir müssen andere Einflüsse für die Conservirung jener Gebilde verantwortlich machen und zwar solche, welche für die Erhaltung der Geruchsknospen zwingend sind, denn das Bestreben der letzteren, ihre Selbständigkeit durch Vereinigung mit einander aufzugeben, ist in allen Fällen zu erkennen. Betreffs Belone ist schon oben eine hierauf bezügliche Ansicht geäussert worden. Es scheint sich in erster Linie um einen Schutz der zarten nervösen Elemente zu handeln, denn wo dieser hergestellt wird, da gelingt den Geruchsknospen die Vergrösserung in der Richtung der Fläche bis zu einem gewissen Grade, z. B. auf den geschützteren Theilen der Riechschleimhautfalte von Exocoetus volitans. Auch ist daran zu erinnern, dass die auf dem sehr exponirten Rande der Schleimhautfalte von Belone stehenden Geruchsknospen etwas kleiner sind als die in geschützterer Lage befindlichen. Ein gleichmässig und continuirlich ausgebildetes Riechepithel würde in solcher freien Lage

seine Existenz nicht behaupten können. Das conservative Princip, welches in der Regio olfactoria von Trigla wirksam ist, lässt sich nicht ermitteln. Da die Geruchsknospen an den weniger gut geschützten Stellen, nämlich in der Nähe der Faltenränder, den kleinsten Durchmesser besitzen, so scheint das mechanische Moment des Schutzes auch hier von Einfluss. So lange wir indess nicht specieller über die Lebensgeschichte und die Verbreitung der Endknospen bei diesen Fischen unterrichtet sind, behalten diese Erklärungsversuche einen hypothetischen Charakter.

Greifbarer sind die Ursachen, denen die Geruchsknospen von Esox und Umbra ihr Bestehen verdanken, denn wir können hier an eine feststehende Thatsache anknüpfen, nämlich an den Mangel der Endknospen in der äusseren Haut. In der äusseren Haut des Hechtes vermisste schon F. E. Schulze (12) und nach ihm auch Merkel (33) die Endknospen, bei Umbra Crameri suchte ich gleichfalls vergeblich nach ihnen, es schliesst sich dieser Fisch dem Hecht also auch in dieser Beziehung an. Diesem Mangel ist nicht etwa eine principielle Bedeutung beizumessen, derselbe erscheint vielmehr nur als Folge einer Rückbildung, wie sich aus dem Vorkommen der Endknospen in der Mundschleimhaut ergiebt. Aus dem allgemeinen Ruin der Endknospen — so müssen wir annehmen — retteten sich nothdürftig einige in die Mundhöhle, einige aber in die Nasengrube, um sich zu Endorganen des Nervus olfactorius auszubilden. So erklärt sich ungezwungen die kleine Zahl der Geruchsknospen gegenüber der ungeheuren Menge bei Belone, Exocoetus und Trigla. Denn obwohl ihrer nicht allzuwenige sind, so stehen sie doch bei weitem nicht so dicht bei einander, wie beispielsweise die Endknospen in der Kopfhaut der meisten Cypriniden. Weil die Anzahl eine geringe war, so musste zum Zwecke einer ausgiebigen Leistung nothwendig eine erhebliche Vergrösserung der Organe eintreten. Die weite gegenseitige Entfernung derselben liess es aber trotzdem nicht zur Bildung einer einheitlichen Regio olfactoria kommen. Wegen der minimalen Zahl der Geruchsknospen in der Nase von Umbra Crameri machte sich das Vergrösserungsbestreben in erhöhtem Maasse geltend, wodurch eine theilweise Vereinigung derselben erreicht wurde.

In Uebereinstimmung mit den Endknospen wurden an den Geruchsknospen Sinneshärchen der Sinneszellen nachgewiesen. Da sich das homogene Riechepithel aus Geruchsknospen entwickelt, so ist ein Schluss von diesen auf jenes zulässig, und wir dürfen die noch immer schwebende Frage, ob die Riechzellen der Fische Sinneshaare tragen, mit einigem Rechte bejahen. Wenn die Riechzellen der Geruchsknospen mit Sinneshaaren versehen sind, warum sollen sie den über eine continuirliche Fläche zerstreuten Riechzellen fehlen? Durch Grimm (24) sind übrigens für die Riechzellen des Störs Riechhaare nachgewiesen, und zwar solche von ansehnlicher Länge.



Die Schwierigkeit, die Sinneshaare nachzuweisen, liegt vornehmlich in dem Vorhandensein der Flimmerhaare. Diese verdecken dem Beobachter jene am lebenden Thiere, nur soviel lässt sich erkennen, dass die Riechhaare die Flimmerhaare an Länge nicht übertreffen, denn die durch die Flimmerthätigkeit bewegten festen Theilchen bewegen sich ungehindert unmittelbar über den Enden der Flimmerhaare dahin. Nicht minder schwierig ist die Darstellung der Sinneshaare an der conservirten Schleimhaut, denn Reagentien, welche die Flimmerhaare zerstören, greifen die zarteren Sinneshaare noch heftiger an. Nur mittelst der schonendsten Macerationsmethoden darf man die Riechhaare bei Fischen mit flimmernder Riechschleimhaut darzustellen hoffen. Der Mangel der Flimmerhaare auf den Stützzellen der Geruchsknospen ist es eben, welcher hier die Beobachtung der Sinneshaare so ausserordentlich erleichtert. Dass auch die Stützzellen der Endknospen mit den von F. E. Schulze beschriebenen Härchen versehen sind, wie Merkel meint, muss ich nach meinen Untersuchungen an End- und Geruchsknospen für unwahrscheinlich halten.

Mit gleichem Rechte schliessen wir aus der Art der Nervenendigung in den Geruchsknospen auf die Riechschleimhaut im Allgemeinen. Die Ansichten über die Art des Zusammenhanges der Riechzellen mit den Fasern des Olfactorius stimmen nicht mit einander überein, es sind zwei einander ausschliessende Auffassungen geltend gemacht worden. Exner hat in mehreren Publicationen (20, 21) auf einen nervösen subepithelialen Plexus hingewiesen, aus welchem einerseits die Olfactoriusfasern und andererseits die Riechzellen ihren Ursprung nehmen sollen. Dem stehen aber zahlreiche Anatomen gegenüber, welche diesen Nervenplexus mit Entschiedenheit leugnen und die Olfactoriusfasern von einander gesondert und continuirlich in die Riechzellen übergehen lassen. Mit aller Bestimmtheit ist die letztere Art der Nervenendigung von mir in den Geruchsknospen von Belone und Trigla beobachtet worden (Fig. 35, Taf. XIV und Fig. 14, Taf. XIII), wo die überaus günstigen Verhältnisse auch ohne Anwendung von Ueberosmiumsäure oder Goldchlorid klare Bilder zu Stande kommen lassen. Die Schwierigkeit den Zusammenhang der Riechzellen mit den Nervenfasern in der einheitlichen Regio olfactoria zu sehen, erklärt sich aus dem meist horizontalen Verlaufe der Fasern vor ihrem Eintritt in das Epithel.

II. Amphibien.

Die Klasse der Amphibien lieferte denjenigen Mikroskopikern vorwiegend das Beobachtungsmaterial, welche die feineren Structuren des Riechepithels studirten. Es waren aber weit weniger die Urodelen als die Batra-

chier, besonders die Gattung Rana, welche auch für diese Seite der Forschung als billiges und überall leicht zu beschaffendes Material mit Vorliebe verwendet wurden. Meine Untersuchungen erstrecken sich nicht auf den Frosch, an dessen Nasenschleimhaut nicht leicht neue, bemerkenswerthe Beobachtungen gemacht werden dürften. Ich begnügte mich damit, die vollkommene Homogeneïtät des Riechepithels zu constatiren, ein Verhalten, welches zwar von allen Anatomen angegeben worden ist, aber im Hinblick auf die für die Urodelen geltenden Verhältnisse doch einer neuen Prüfung bedurfte. Ueber Vertreter der Gymnophionen konnte ich meine Untersuchungen nicht ausdehnen, denn von diesen Thieren, die im Baue der Nasenschleimhaut gewiss ebenfalls Neues bieten werden, stand mir keines zur Verfügung. Meine Beobachtungen beschränken sich allein auf Vertreter der geschwänzten Lurche.

Proteus anguineus Laur.

Der Olm ist wegen der vielfachen Eigenthümlichkeiten seines anatomischen Baues und seiner Lebensweise Gegenstand eingehender Studien gewesen und trotz seines localen Vorkommens auch dem Laien wohlbekannt. Es hätte demnach die histiologische Untersuchung gerade des Geruchsorganes, welches mehrfach eine speciellere Behandlung erfahren hat, als wesentlich abgeschlossen erscheinen können.

Schon Scarpa (1) findet eine Aehnlichkeit des Geruchsorganes der Amphibien mit demjenigen der Fische. Er nimmt dieselbe für sämmtliche Amphibien in Anspruch und bildet dem entsprechend auch die Nasenhöhle des Frosches ab, ich konnte aber die in dieser Abbildung angegebene Faltung der Riechschleimhaut bei Rana viridis nicht finden. Scarpa's Behauptung scheint sich übrigens weniger auf die Regio olfactoria selbst als auf die Nasenform im Allgemeinen beziehen zu sollen, und in soweit ist dieselbe nicht ganz unberechtigt. Die erste ausführliche, monographische Abhandlung über den Olm, welche wir Configliachi und Rusconi (2) verdanken, enthält eine getreue Beschreibung[1] des eigenthümlichen Geruchsorganes: Von einer in der Längsrichtung der Nasenhöhle verlaufenden Hauptfalte zweigen sich jederseits quergerichtete, einander parallele Nebenfalten ab, eine Anordnung des Riechepithels, wie wir sie bei den Fischen finden. Treviranus (3) konnte eine Aehnlichkeit der Nase mit derjenigen der Fische unter allen Amphibien nur beim Proteus bemerken. Auch

[1] L. c. p. 94: Sdruscito per lo lungo uno di questi canali, si trova che la membrana interna di cui esso è vestito, è tutta fatta a piegoline trasversali e parallele fra loro, le quali sono come legate da un' altra piegolina longitudinale, che si stende da l'un capo all' altro del canale, cet.

Stannius (4) verweist auf Rusconi, indem er den fischähnlichen Habitus des Geruchsorganes von Proteus als eine Bildung bezeichnet, welche sonst nicht wiederkehre. Später fand man einen gleichen Bau des Geruchsorganes von Menobranchus. Schliesslich überzeugte man sich, dass sich der fischartige Typus des Geruchsorganes auf sämmtliche Ichthyoden erstrecke (37). Leydig (10) untersuchte und beschrieb das die Nasenhöhle des Proteus stützende, schön gegitterte Knorpelgerüst. Max Schultze (11) ist auch der Erste, welcher die Nasenschleimhaut des Proteus speciell mikroskopisch untersuchte. Uebereinstimmend mit seinen sonstigen ausgedehnten Beobachtungen constatirte er auch hier die Zusammensetzung aus den charakteristisch geformten Riech- und Stützzellen. Ueber das Vorhandensein von Flimmer- und Sinneshaaren konnte er sich nur unentschieden aussprechen. Diesen Punkt erledigte Babuchin (22), welcher die Riechhärchen auf den Riechzellen fand und das Fehlen der Flimmerhaare auf den Stützzellen constatirte. Er giebt ausserdem eine genaue Darstellung der Form und der gegenseitigen Beziehungen beider Zellenarten. Babuchin und Max Schultze stellten ihre Beobachtungen mittelst der Macerationsmethode an, beide scheinen Uebersichtspraeparate der Regio olfactoria vernachlässigt zu haben in der Voraussetzung, dass das Riechepithel dieselbe gleichmässige Beschaffenheit besitze wie das des Frosches. Dem entspricht die Thatsache, dass man der Faltung der Riechschleimhaut von Proteus übereinstimmend das Princip der Vergrösserung der percipirenden Fläche zu Grunde legte, mit welchem Rechte, werden wir sehen.

Bei dieser Ausführlichkeit, mit der sich frühere Forscher mit der gröberen und feineren Anatomie der Proteusnase beschäftigt haben, erübrigt es nur, die neuen, eigenen Resultate kurz darzulegen, denn im Allgemeinen sind die Angaben jener Forscher durchaus zutreffend. Vermöge der bedeutenden Länge der Riech- und Stützzellen ist die Dicke der Epithelschicht so ansehnlich, dass an Flächenansichten derselben histiologische Details nicht zu erkennen sind. In erhöhtem Maasse gilt das für die übrigen Amphibien, deren Riechschleimhaut meist stark pigmentirt ist, während sich Proteus bekanntlich durch den vollständigen Mangel an Pigmentzellen auszeichnet. Um über die in der Flächenausdehnung sich geltend machenden Differenzirungen Klarheit zu gewinnen, muss man sich dazu bequemen, horizontale Schnitte durch die Riechschleimhaut anzufertigen. Es gelingt das bei der Dicke der Epithelschicht zwar leicht, aber die Unebenheit der Oberfläche erschwert auch an solchen Praeparaten die Beobachtung. Meine Darstellung beruht auf Schnittpraeparaten des Riechepithels, welche allen drei Hauptrichtungen des Raumes entsprechen.

Auf Querschnitten des Geruchsorganes tritt das Epithel unter so eigenthümlicher und auffallender Form auf, dass bei der Grösse aller Elementar-

organe die Aufmerksamkeit schon bei Betrachtung unter Loupenvergrösserung darauf gelenkt wird. Die Hauptfalte macht sich gegenüber den Nebenfalten, welche zum Theil ebenfalls querdurchschnitten sind, durch grössere Breite bemerklich. Sämmtliche Falten sind von geringer Höhe. Auf den ersten Blick überzeugt man sich, dass diese Falten nicht, wie man bisher angenommen hat, eine Vergrösserung der percipirenden Fläche bewirken, denn sie werden von einem gewöhnlichen geschichteten Epithel bekleidet. Sie verdanken sehr wahrscheinlich allein morphologischen, speciell aus der Entwickelungsgeschichte resultirenden Momenten ihre Existenz und sind für physiologische Fragen von untergeordnetem Interesse. Jenes geschichtete Epithel der Falten enthält keine nervösen Elemente, in seinen obersten Zellenlagen ist es, wenigstens auf der Hauptfalte, stark abgeplattet. Diese platten Zellen der Hauptfalte, welche sich in Pikrocarmin nur gelb färben, tragen keine Flimmerhaare. Man wird an das grosszellige Pflasterepithel erinnert, welches die Hauptfalte im Geruchsorgane der Plagiostomen bedeckt. Die obersten Zellen des die Nebenfalten bekleidenden Epithels besitzen eine mehr cubische Form, die Beschaffenheit ihrer Oberflächen am conservirten Thier schliesst die Möglichkeit nicht aus, dass sie Flimmerhaare tragen. M. Schultze's Vermuthung würde sich demnach bestätigen, er bemerkt auf Leydig's Angabe, dass er das Epithel unter vielen hierauf angefertigten Praeparaten nur einmal flimmern sah, es finde möglicher Weise ein Wechsel zwischen wimpernden und nicht wimpernden Stellen statt. Die Höhe des geschichteten Epithels ist unbedeutend.

Ganz anders ist nun das Epithel beschaffen, welches die von den niedrigen Falten gebildeten schmalen Thäler auskleidet. Auffallend langgestreckte Faserzellen setzen es zusammen, kurz es ist eben jenes Riechepithel, dessen histiologische Structur uns M. Schultze und Babuchin eingehend geschildert haben, und welches nach meinen eigenen Untersuchungen aus einer Summe von Geruchsknospen zusammengesetzt ist (Fig. 31, Taf. XIV). Der Querschnitt der Nasenhöhle stellt sich, je nachdem er recht- oder schiefwinkelig gegen die Richtung der Längsaxe gelegt ist, etwas verschieden dar. Die Faltenthäler sind schmal, die Geruchsknospen aber in der Richtung der Querfalten bedeutend verbreitert, damit erklärt sich die Verschiedenheit der Querschnitte *A* und *B* der Fig. 31, Taf. XIV. Die linke Nasenhöhle (*A*) wurde in der Richtung der Querfalten durchschnitten, die rechte (*B*) dagegen unter einem Winkel gegen diese Falten, wodurch die Knospen im ersteren Falle in der Richtung des längsten, im anderen Falle aber in der Richtung des kleinsten Durchmessers durchschnitten wurden. An der Oberfläche sind die Geruchsknospen concav eingesenkt; nimmt man dazu die ausserordentliche Länge der Zellen, so folgt daraus das auffallende Verhältniss zwischen den Geruchsknospen

und dem indifferenten Epithel. Das letztere bedeckt in dünner Lage die niedrigen und schmalen Falten des Bindegewebes, die Knospen aber senken sich tief in das Bindegewebe hinab (Fig. 31, Taf. XIV). An der Grenze zwischen dem indifferenten Epithel der Hauptfalte und den an sie grenzenden Knospen sind Zellen von einer abweichenden Beschaffenheit eingeschaltet. Sie unterscheiden sich sowohl von den Zellen des geschichteten Epithels als von denen der Knospen. Ihr abgeplatteter, faserförmiger Körper enthält gestreckte Kerne, welche sich besonders durch die dunkle Carminfärbung bemerklich machen (*m*, Fig. 29, Taf. XIV). Sie üben vielleicht eine ähnliche Function wie die Deckzellen der Geschmacksknospen. Auf senkrechten Längsschnitten der Nasenhöhle erscheinen die Geruchsknospen in ihren kleinsten Durchmessern, ganz ähnlich wie in Fig. 31 *B*, Taf. XIV. In den peripherischen Theil der Geruchsknospen schieben sich einige Schleimzellen ein, allem Anschein nach nur zufällige Gebilde.

Horizontale Schnitte der Nasenhöhle geben über die Flächenausdehnung und die Umgrenzung der Geruchsknospen Aufschluss. Sie liegen in den schmalen Faltenthälern und sind in der Richtung der letzteren sehr lang ausgezogen. Ihre Abgrenzung wird an den beiden langen Seiten von zwei benachbarten Querfalten bewerkstelligt. Von einer Falte nach der anderen verlaufen quer durch das Thal unter mehr oder weniger spitzen Winkeln Streifen des indifferenten Epithels, welche die Umgrenzung der Geruchsknospen vollenden und sich kaum von den Falten unterscheiden (s. Fig. 37, Taf. XIV). Wenn man die Horizontalschnitte in einer ununterbrochenen Serie verfolgt, so bemerkt man, dass sich die Querfalten und die zwischen ihnen liegenden Geruchsknospen auch auf die dorsale Wand der Nasenhöhle erstrecken. Diese dominirende Stellung des sensoriellen Substrates, die sich ausserdem noch in der Länge der Nasenhöhlen und in dem sichtbaren Zurückdrängen des indifferenten Epithels bekundet, ist wohl darauf zurückzuführen, dass dem Proteus das Geruchsorgan wegen Mangel der Augen als Orientirungsmittel von hohem Werthe ist. Es ist nicht zu verkennen, dass sich die Geruchsknospen schon bedeutend von ihrer ursprünglichen Form entfernt haben, denn sie sind meist sehr gross und nie mehr kreisförmig umgrenzt. Die Grösse ist der unmittelbare Effect einer zweifellos nachweisbaren Verschmelzung der Organe mit einander, die unregelmässige Form ist durch den mit dem Wachsthum verbundenen Druck bedingt. Dass die Entwickelung der Regio olfactoria thatsächlich zu einer Verschmelzung der Geruchsknospen führt, unterliegt keinem Zweifel, treffen wir doch die letzteren mitten auf dem Wege zu diesem Ziele an. Die Streifen des geschichteten Epithels, welche quer durch die Faltenthäler laufen, sind nämlich verhältnissmässig häufig in Rückbildung begriffen, sie erscheinen durch das Wachsthum der Knospen zum Theil resorbirt und ragen

halbinselförmig von den Nebenfalten aus in die Knospen hinein, welche wir aber nicht mehr als Einzelorgane auffassen dürfen (*n*, Fig. 37, Taf. XIV).

Die Verschmelzung der Geruchsknospen, welche bis zu einem gewissen Grade schreitet, vollzieht sich durch Resorption des Zwischenepithels unter gleichzeitigem Wachsthum derselben, also in gleicher Weise wie bei Cottus scorpius. Und zwar stützt sich diese Behauptung nicht auf aprioristische Gründe, sondern auf wirklich zu beobachtende, unverkennbare Spuren der stattfindenden Resorption. Neben den schon beschriebenen halbinselförmigen Faltenresten ist ein Vorkommniss ganz besonders beweisend, welches ich an einer Stelle der Regio olfactoria fand. In einem mehrere Geruchsknospen repräsentirenden Bezirk des Riechepithels war eine isolirte Insel von der Beschaffenheit der Falten sichtbar, das indifferente Epithel, welches sie gleich den Falten zusammensetzte, ruhte auf einer zwischen den langen Zellen der Knospen aufsteigenden, fingerförmigen Bindegewebspapille. Diese Insel, oder besser dieser Pfeiler, verhält sich also genau wie ein abgetrenntes Stück jener halbinselförmigen Streifen, und seine Lage lässt nicht daran zweifeln, dass er wirklich ein solcher Rest einer Halbinsel ist. Er liegt nämlich genau in der Richtung der Verlängerung der letzteren, nur wenige Zellenbreiten von ihr entfernt (*m*, Fig. 37, Taf. XIV).

Es ergiebt sich aus unseren Beobachtungen, dass der Umwandlungsprocess der Regio olfactoria derselbe ist, den wir oben für Cottus scorpius ausführlich begründet haben. Auch können nunmehr Grösse und unregelmässige Form der Geruchsknospen nicht mehr auffallend erscheinen.

Die Aehnlichkeit des Geruchsorganes mit demjenigen der Fische, welche man bisher allein in der bekannten Faltung erblickte, liegt viel tiefer noch in der Zusammensetzung der Regio olfactoria aus Geruchsknospen begründet. Ein weiteres, wesentliches Moment der Uebereinstimmung beider ist der Mangel der Bowman'schen Drüsen in der Nase des Proteus, welche allen Amphibien, voraussichtlich mit Ausnahme der Ichthyodea, zukommen. Weder in den Knospen, noch in dem indifferenten Epithel sind dieselben zu finden. Schleimzellen, welche ihre Stelle vertreten könnten, sind nur in geringer Anzahl vorhanden. Daraufhin ist die Behauptung gerechtfertigt, dass das Geruchsorgan des Olm in gleicher Richtung fungirt wie die Nase der Fische, es percipirt nicht die gasförmigen, in der Luft suspendirten Stoffe, sondern die im Wasser gelösten Substanzen, die im Wasser aufgelösten riechbaren Gase. Was sollte auch ein Thier, das so eng an das Leben im Wasser gebunden ist, in der Luft zu riechen haben?

Triton taeniatus.

Die Nasenhöhle, welche bei Proteus gleichsam einen langen Canal mit engem Lumen darstellt, verkürzt und erweitert sich in der Gruppe der

Salamandrinen. Der Charakter der Schleimhaut bleibt aber derselbe. Wenn dies auch dem unbewaffneten Auge weniger bemerkbar ist, so spricht es sich um so deutlicher in der mikroskopischen Beschaffenheit der Regio olfactoria aus. Wir dürfen also den Vergleich der Amphibiennase mit der Fischnase auch auf die Salamandrinen ausdehnen. Die Literatur des Gegenstandes enthält kaum irgend welche hierauf zu beziehende Bemerkungen. Nur F. E. Schulze (14) beobachtete gelegentlich eine hierher gehörige Differenzirung in der Riechschleimhaut, welche er indessen unrichtig auffasste und darum nicht weiter verfolgte. Er sagt in Betreff der Tritonen: „In der Regio olfactoria fehlen meiner Erfahrung nach die Becherzellen. Es scheinen dort andere besondere Einrichtungen zu bestehen, um der so ausgezeichneten Epithellage jener Gegend die leicht zu beobachtende Succulenz zu geben. Dahin glaube ich ausser den in der Monographie der Riechschleimhaut von Max Schultze genau beschriebenen, in die bindegewebige Grundlage hinabreichenden, zahlreichen Drüschen, auch eigenthümliche, gerade hier sehr verbreitete, aber bisher noch nicht bekannte Papillen rechnen zu müssen, welche ausserordentlich lang, dabei aber schmal und im Ganzen fingerförmig gestaltet, im Inneren eine oder mehrere Capillarschlingen führend aus der bindegewebigen Grundlage zwischen die Epithel- und Sinneszellen hoch hinaufragen.“

Auf Querschnitten des Riechepithels erscheinen die hier erwähnten Bildungen allerdings als fingerförmige Papillen des Bindegewebes, wir wissen jedoch schon auf Grund der Untersuchungen an Proteus, dass sie lamellenförmige Erhebungen des Bindegewebes sind. Dass auch diesen Lamellen entsprechende Differenzirungen in der Epithelschicht selbst vorhanden sind, ist jenem Forscher entgangen.

Ausserdem ist mir nur noch eine hierher bezügliche Andeutung bekannt geworden. R. Wiedersheim (26) stellt in der Abbildung eines Querschnittes durch den Kopf eines Triton alpestris das Riechepithel in der Weise dar, dass die Härchen an dessen Oberfläche ungleichmässig vertheilt sind, zugleich ein Beweis, dass der von mir nicht untersuchte Triton alpestris im Baue der Riechschleimhaut mit unseren Tritonen übereinkommt.

Die Verhältnisse in der Regio olfactoria sind wesentlich dieselben wie bei Proteus. Es macht sich aber das Bestreben geltend, die Oberfläche zu ebnen, denn die Falten erscheinen bedeutend niedriger als bei Proteus, ja im Allgemeinen sitzen die ihnen entsprechenden Streifen des indifferenten Epithels nur insofern auf Falten des Bindegewebes, als dieses zwischen den langzelligen Körpern der Knospen emporsteigen muss, um das niedrige Epithel zu tragen (Fig. 12, Taf. XII). Die obersten Zellen dieses niedrigen indifferenten Epithels, zwischen denen sich Schleimzellen oft in grosser Menge einschalten, tragen Flimmerhaare. Man darf eigentlich nicht sagen,

das Bindegewebe steige zwischen den Geruchsknospen empor, in Wirklichkeit liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt wie in der Epidermis der Fische, deren Endknospen auf Cutispapillen stehen: die freie Oberfläche der Geruchsknospen und des flimmernden Epithels befindet sich im Allgemeinen im selben Niveau, weil nun die ersteren aus so ausserordentlich langen Zellen gebildet werden, so reichen sie mit ihren basalen Enden tief in das Bindegewebe hinein. Die vom Epithel befreite Bindegewebsfläche würde an Stelle jeder Geruchsknospe ein tiefes Grübchen erkennen lassen. Die Geruchsknospen strecken sich weniger in der Richtung der Falten, als dies bei Proteus der Fall war, auch liegen sie, wie Fig. 12 auf Taf. XII beweist, etwas weiter von einander entfernt. Das Pigment und die Blutcapillaren steigen in den Bindegewebslamellen empor.

Die Grenze zwischen Knospen und Flimmerepithel markirt sich überall gleich scharf, wie besonders aus Fig. 38 der Taf. XIV ersichtlich, welche eine durchschnittene Geruchsknospe von der Grenze der Regio olfactoria darstellt. Die nach aussen sich verschmälernde Knospe senkt sich mit dem bauchigen basalen Körper tief in das Bindegewebe hinab. Während sich die Flimmerhaare der gewöhnlichen Epithelzellen in vorzüglicher Weise conserviren, verwandeln sich die Sinneshaare der Geruchsknospen unter dem Einfluss der Reagentien in eine formlose Masse.

Der merkbare Wechsel in der Breite der die Knospen trennenden Epithelstreifen bei verschiedenen untersuchten Individuen scheint nur der Ausdruck des verschiedenen Alters dieser Thiere zu sein. Ein wesentlicher Fortschritt im Vergleich zu Proteus manifestirt sich in dem Auftreten der Bowman'schen Drüsen, deren Vorkommen sich auf die Knospen selbst beschränkt. Vom bauchigen Drüsenkörper, der meist unter der Knospe im Bindegewebe liegt, läuft der lange Ausführungscanal gerade zwischen den Sinnes- und Stützzellen empor. Wenn diese Drüsen dem zwischen den Knospen befindlichen flimmernden Epithel fehlen, so entspricht das sehr wohl der unten an Salamandra zu constatirenden Thatsache, dass dieses Epithel der endlichen Resorption anheimfällt. Schleimzellen aber spielen in diesem Flimmerepithel eine oft bedeutende Rolle (Fig. 38, Taf. XIV). Es kann nicht unbemerkt bleiben, dass das Auftreten der Bowman'schen Drüsen in den nervösen Partieen der Schleimhaut unserer Auffassung von der morphologischen Gleichwerthigkeit der in Rede stehenden Organe mit den Endknospen einigermaassen störend entgegentritt.

Zur Entwickelungsgeschichte ist im Allgemeinen zu bemerken, dass die Regio olfactoria an jüngeren Larven in Form einer Sinnesepithelplatte angelegt ist, welche keinerlei Differenzirungen der oben angegebenen Art aufweist. Die Differenzirung und Abgrenzung der Geruchsknospen vollzieht sich erst im Laufe der weiteren Entwickelung, allem Anscheine nach in

der Weise, in welcher sich die Endknospen durch Theilung vermehren. Es sei noch besonders darauf hingewiesen, dass diese Indifferenz der embryonalen Regio olfactoria der theoretischen Auffassung Schwierigkeiten bereitet.

Triton cristatus.

Durchschneidet man den gut gehärteten Kopf einer grösseren Larve von Triton cristatus in horizontaler Richtung in der Weise, dass man von der vorderen Nasenöffnung ausgehend die Nasenhöhlen halbirt, so erhält man eine gute Uebersicht über die Oberfläche der Riechschleimhaut. Das im frischen Zustande äusserst weiche und vor dem Messer sich unförmlich zusammenballende Riechepithel behält am gehärteten Objecte seine Lage unverändert bei und wird in seiner natürlichen Form selbst beim Durchschneiden nicht beeinträchtigt. Die Oberfläche ist deutlich gefaltet; die sehr niedrigen Falten verlaufen in schräger Richtung, wie es die Fig. 27 der Taf. XIII zeigt. Mit der Verkürzung der Nasenhöhle hat auch die Zahl der Falten im Vergleich zu Proteus abgenommen. Das Geruchsorgan der Larven erscheint also auch der makroskopischen Beobachtung als vollkommen fischähnlich. Mit dem Alter der Thiere nehmen die Falten an Höhe ab, wodurch sich die Oberfläche der Schleimhaut mehr und mehr ebnet. Die Differenzirungen in der Epithelschicht selbst beharren aber auch bei dem erwachsenen Thiere und zwar unter so unwesentlichen Abweichungen von den vorstehend für Triton taeniatus beschriebenen Verhältnissen, dass wenige Worte zur Orientirung im Besonderen genügen.

Bei der Richtung, in welcher die Querfalten verlaufen (Fig. 27, Taf. XIII), muss das Riechepithel, welches sich ja nur in den Faltenthälern findet, auf Quer- und Längsschnitten in gesonderten Partieen d. h. unter der Form von durchschnittenen Geruchsknospen erscheinen, auch wenn ausser jenen Falten keine Differenzirungen vorhanden sind. Flächenschnitte durch die ebenere Regio olfactoria älterer Thiere liefern aber den Beweis, dass die zwischen je zwei Falten eingeschlossenen Theile des Riechepithels sich wirklich in geschlossene Geruchsknospen sondern, und dass diese an einzelnen Stellen sogar weit geschlossener erscheinen und regelmässiger umgrenzt sind als bei Proteus (Fig. 30, Taf. XIV). Trifft der Horizontalschnitt die Geruchsknospen in der mittleren Höhe, so werden gleichzeitig die Bindegewebslamellen durchschnitten, welche in den tieferen Theilen die Umgrenzung der Knospen bewirken, das auf ihrer Oberfläche befindliche Flimmerepithel aber wird wegen seiner geringen Höhe erst in den der Oberfläche näherliegenden Durchschnitten sichtbar.

Im Allgemeinen rücken die Geruchsknospen einander näher als die des Triton taeniatus. Nur in der Peripherie der Regio olfactoria nimmt ihre

gegenseitige Entfernung etwas zu. Aus dieser Gegend stammen die beiden Organe, welche in Fig. 36 auf Taf. XIV im Längsschnitt dargestellt sind. Die freie Fläche derselben senkt sich nicht unbedeutend unter das Niveau des umliegenden Epithels, ähnlich wie wir das an den problematischen Organen des Gadus kennen gelernt haben. Dieses Merkmal erweist sich jedoch so inconstant, dass kein Gewicht darauf zu legen ist, man findet die Oberfläche der Knospen eben so oft eben, in einigen Fällen wölbt sie sich sogar convex nach aussen vor. Im Uebrigen, auch bezüglich der Entwickelung, gilt das über Triton taeniatus Gesagte.

Salamandra maculosa.

Die Regio olfactoria vollständig erwachsener Thiere ist eine gleichmässig ausgebildete Epitheldecke, welche nur durch die zahlreichen Bowman'schen Drüsen durchsetzt und unterbrochen wird. Weder jene bei Proteus beschriebene Faltung der Oberfläche, noch die sonstigen auch bei den Tritonen constatirten Differenzirungen sind wahrzunehmen. Es entspricht dieses Verhalten der Mittelstellung, welche der Salamander zwischen den Tritonen und den Batrachiern einnimmt, denn er nähert sich durch das Leben auf dem Lande und die damit verbundene Umbildung des Ruderschwanzes den letzteren in dem Maasse, als er sich von den ersteren entfernt. Die Gleichmässigkeit der Regio olfactoria hat der Salamander mit den Batrachiern gemein, im sonstigen Bau der Nase schliesst er sich jedoch den Tritonen an. Die mit engem Ausführungscanal durch das ausserordentlich langzellige Riechepithel verlaufenden Bowman'schen Drüsen sind kolbenförmig gestaltet. Die durch die dominirende Stellung des Geruchsorganes bei Proteus bedingte Verbreitung der Geruchsknospen über die ganze Innenfläche der Nasenhöhle liess daselbst keine bestimmte Grenze der Regio olfactoria erkennen. Schon bei den Tritonen, noch ausgesprochener bei Salamandra, bleibt die dorsale Wand der Nasenhöhle zum Theil von Riechepithel frei, indem sich die nervösen Elemente auf eine begrenzte Fläche beschränken. Das indifferente Epithel, kaum von der halben Höhe des Riechepithels, ist durch auffallende Mengen grosser Schleimzellen ausgezeichnet. Meist bleibt zwischen je zwei Schleimzellen nur eine flimmernde Epithelzelle, welche in ihrer Form von jenen abhängig ist. Der Reichthum der Schleimzellen wirkt auf das Blutgefässsystem zurück, welches ihre Secretionsfähigkeit durch die dichtstehenden Zweige seiner Capillaren begünstigt. Damit scheint aber dem Bedürfniss noch nicht genügend entsprochen zu werden, denn die Capillarschlingen erheben sich oft bedeutend über das Niveau des Bindegewebes und ragen weit in das Epithel hinauf. In er-

höhtem Maasse findet dies im Epithel der Gaumenwand statt, welches nicht minder reich an Schleimzellen ist.

Wenn auch der ausgebildete Salamander in Uebereinstimmung mit dem Frosch ein homogenes Riechepithel besitzt, so gleicht er doch in seinen Larvenstadien den Ichthyoden und den Tritonen in dem Grade, dass auf einen niederen Ausbildungsgrad des jugendlichen Riechepithels a priori mit Sicherheit geschlossen werden durfte. Günstige Umstände erlaubten mir, die Entwickelung des Geruchsorganes, speciell der Riechschleimhaut, durch alle wesentliche Stadien hindurch zu verfolgen, und es ist nicht uninteressant, auch hier das Princip der embryonalen Erhaltung phylogenetisch alter Erbstücke durchgeführt zu sehen.

Die niedersten von mir untersuchten Entwickelungsstadien sind Larven von kaum 0·03^{m} Länge. Fig. 32 auf Taf. XIV stellt einen Querschnitt durch das larvale Geruchsorgan dar. Die Form des Organs zeigt sich noch wenig entwickelt, dagegen besitzt das Riechepithel schon die charakteristischste Eigenschaft, nämlich die ausnehmend langen Faserzellen, deren Kerne sich besonders in der Tiefe der Schicht anhäufen. Durch Serien von Querschnitten gewann ich die Ueberzeugung, dass dieses embryonale Riechepithel wie das des erwachsenen Salamanders eine durchaus homogene Fläche repräsentire. Von den Bowman'schen Drüsen findet sich noch keine Spur. Sie sind eben phylogenetisch sehr junge und erst in der Classe der Amphibien erworbene Organe, während das Riechepithel als solches und die gleichfalls schon weit entwickelten Nervenhügel (*n*, Fig. 32, Taf. XIV) von den Fischen ererbte Bildungen darstellen.

Bei nur wenig älteren Larven ist die Gleichmässigkeit der Regio olfactoria gestört, indem sich in ihrer Peripherie Streifen des indifferenten Epithels einschieben, welche den ersten Anlass zur Abgrenzung der Geruchsknospen bieten. Die Mitte des Sinnesepithels hat jene Indifferenz des ersten Stadiums noch gewahrt.

In der angedeuteten Richtung setzt sich nun die Differenzirung des Riechepithels fort. Wohl entwickelte Larven, welche nicht mehr weit von dem Wechsel des Mediums entfernt sind, verhalten sich bezüglich der Structur der Nasenschleimhaut ähnlich wie gleichalterige Tritonen. Die Fläche des Riechepithels hat zugleich mit dem Geruchsorgan eine ansehnliche Grössenzunahme erfahren. Aus Fig. 33 der Taf. XIV ist ersichtlich, wie die Epithelstreifen mit ihrer bindegewebigen Grundlage die Regio olfactoria in ganzer Ausdehnung durchsetzen und in mehr oder minder grosse Geruchsknospen zertheilen. Die keilförmigen, zwischen die peripherischen Enden der Geruchsknospen eingeschalteten Epithelzellen haften zum Theil nicht — nicht mehr oder noch nicht? — auf den ihnen entsprechenden

Lamellen des Bindegewebes. Nunmehr haben sich auch Bowman'sche Drüsen entwickelt.

Aber auch dieser Zustand der Regio olfactoria ist ein schnell vorübergehender. Den fort und fort wachsenden Geruchsknospen wird es leicht, die schmalen Epithelstreifen, welche noch schmäleren Bindegewebslamellen aufsitzen, zu resorbiren. Ein Schnitt durch die Nase eines fast erwachsenen Thieres lässt erkennen, dass dies zunächst in der Mitte der Regio olfactoria gelingt, dieselbe ist bis auf einige in der Peripherie noch vorhandene gesonderte Geruchsknospen eine gleichförmige Fläche. Mit den letzten Wachsthumsvorgängen schwinden auch diese Zeugen von der jugendlichen Beschaffenheit der Riechschleimhaut, die epithelialen und bindegewebigen Theile zwischen den Knospen haben eine vollständige Rückbildung erlitten, kurz es kommt schliesslich zur Bildung einer ununterbrochenen, gleichmässigen Regio olfactoria, wie sie die Batrachier besitzen. Aus unseren Beobachtungen an Cottus scorpius und Proteus anguineus dürfen wir schliessen, dass auch im vorliegenden Falle die Verschmelzung der Knospen durch Resorption der nicht nervösen Theile erreicht wird, wofür schon die Form und die scharfe Abgrenzung dieser letzteren sprechen. Die Umwandlung desjenigen Riechepithels, welches sich aus einer Summe von Geruchsknospen zusammensetzt, in eine einheitliche Sinnesepitheldecke ist somit direct erwiesen. Auffallend bleibt allerdings die anfängliche Indifferenz der Regio olfactoria. Von den Ichthyoden durch die Salamandrinen zu den Batrachiern erleidet die Nasenschleimhaut in continuirlicher Folge eine nicht unwesentliche Metamorphose, deren einzelne Stadien in der ontogenetischen Entwickelung der Salamandernase vereint sind.

Amblystoma mexicanum pull. (Siredon pisciformis).

Das Geruchsorgan junger Exemplare des Axolotl gleicht dem gleichalteriger Salamanderlarven in dem Grade, dass eine Beschreibung nur zu Wiederholungen führen würde. Das sehr langzellige Riechepithel ist durch die bekannten schmalen Streifen von indifferentem Epithel und diesen entsprechende Lamellen des Bindegewebes in einzelne Geruchsknospen zertheilt. Nach den Ergebnissen der neueren Forschungen über die Metamorphose des Axolotl in die Amblystomaform darf man annehmen, dass die letztere durch eine einheitliche Regio olfactoria charakterisirt ist, wie der vollkommen entwickelte Salamander.

Werfen wir nun einen kurzen Blick auf die vorstehend mitgetheilten Thatsachen. Die Regio olfactoria setzt sich, wie wir sahen, bei Proteus anguineus, Triton taeniatus, Triton cristatus, den Larven von Salamandra maculosa und Amblystoma mexicanum aus einer Anzahl mehr oder minder

abgerundeter Inseln von Sinnesepithel zusammen, welche wie die Geruchsknospen der Fische allseitig in sich geschlossene Organe darstellen. Wiewohl ich beim ersten Auffinden derselben in der Nase des Proteus überzeugt war, dass dieselben mit den Endknospen zu homologisiren seien, so hätte ich doch vielleicht zuletzt Bedenken getragen, diese Auffassung mit aller Entschiedenheit geltend zu machen, wenn nicht das Streben nach höherer Entwickelung die ungewöhnliche Grösse und Form unserer Organe zur Genüge erklärt hätte, und wenn ich nicht, der berechtigten Voraussetzung entsprechend, bei den Fischen unzweifelhaft typische Geruchsknospen hätte nachweisen können. Von der ungewöhnlichen Grösse können wir auf Grund der für die Fische geltenden Thatsachen ohne Weiteres absehen, zumal in dieser Hinsicht die vollkommenen Analoga, welche in den Geschmacksscheiben der Froschzunge gegeben sind, jeden Einwand beseitigen. Dass auch die Riechzellen der Amphibien Sinneshaare tragen, und dass die Stützzellen gerade abgestutzt endigen, hat schon Max Schultze constatirt. Die ausnehmende Länge der Riechhärchen und ihr Vorkommen in grösserer Anzahl auf vielen Riechzellen müssen als höhere Differenzirungen betrachtet werden, wodurch sich die Geruchsknospen der Amphibien von den normalen Organen ihrer Art entfernen.

Wenn wir in der embryonalen Regio olfactoria der Salamandrinen die Bowman'schen Drüsen noch nicht angelegt sahen, so können wir über das gänzliche Fehlen derselben bei Proteus nur die Auffassung gelten lassen, dass es hier überhaupt nicht zu einer Anlage derselben kommt, dass also Proteus in dieser Hinsicht auf der Stufe jener Larven und der Fische stehen bleibt. Die Erklärung im Sinne einer Rückbildung ist auszuschliessen.

Stufenweise haben wir die allmähliche Weiterentwickelung des Riechepithels in der Reihe der Amphibien verfolgt. Proteus stellt den niedersten Entwickelungsgrad dar, zumal ihm auch die Bowman'schen Drüsen fehlen. Er ist auch bezüglich der Nasenschleimhaut der Repräsentant der Ichthyodea, denn wir dürfen den gleichen Bau der Riechschleimhaut aller dieser Thiere um so mehr voraussetzen, als die eigenthümliche Faltung der Oberfläche für alle nachgewiesen ist. Ihnen schliessen sich die Salamandrinen unmittelbar an. Diese zeichnen sich durch das erste Auftreten der mehrzelligen Bowman'schen Drüsen aus. Unter ihnen sind aber wieder die echten Salamander von den Tritonen durch den Grad der Ausbildung zu unterscheiden. Die letzteren bewahren die mehr oder minder umgewandelten Geruchsknospen zeitlebens, die ersteren jedoch lassen aus den in der Jugend vorhandenen Geruchsknospen eine einheitliche Regio olfactoria entstehen und vermitteln dadurch den Uebergang zu den Batrachiern. Diese endlich lassen auch als Larven die Geruchsknospen vermissen, welche nunmehr in den höheren Wirbelthierklassen in keiner Weise mehr auftreten.

An dieser Stelle seien über die Regio olfactoria im Allgemeinen einige Bemerkungen gestattet, welche die physiologische Leistung der Stützzellen und deren Bedeutung für den Process des Riechens betreffen. Der ausnahmslos in der Nase aller Wirbelthiere wahrzunehmende Reichthum an Blutcapillaren weist daraufhin, dass im Riechepithel rege Ernährungs- und Regenerationsprocesse ablaufen. Es erfordert diese Wahrnehmung die Voraussetzung einer entsprechenden Abnützung, eines fortdauernden Verbrauchs an Substanz. Diese Abnützung ist nicht derjenigen zu vergleichen, welche die in steter Regeneration begriffenen Plattenepithelien unter dem Einflusse mechanischer Angriffe erleiden, denn letztere sind für das Riechepithel, in der Regel wenigstens, ausgeschlossen. Alle Stoffverluste, welche das Riechepithel erleidet, können nur auf Abson erung von Stoffen bezogen werden, dieselben finden nur an der freien Oberfläche statt. Hingegen ist die Wirkung mechanischer Eingriffe auf die geschichteten Epithelien eine derartige, dass Zellen als solche zerstört und abgestossen werden. Der Verschiedenheit, welche sich in dem Stoffverluste beider Arten von Epithelien bekundet, entspricht nothwendig eine verschiedene Art der Regeneration. Die mehrschichtigen Epithelien regeneriren die an der Oberfläche abgestossenen Zellen als solche in den tieferen Schichten. Dem Riechepithel, dessen Zellen — es sind hier stets nur die Stützzellen zu verstehen — sämmtlich von dem Bindegewebe als lange Fasern zur freien Epitheloberfläche reichen, kann diese Art der Regeneration zwar nicht durchaus abgesprochen werden, doch wird sie ganz gegen eine andere Form der Stoffersetzung zurücktreten. Schon allein die Zusammenfügung der Elemente im Riechepithel lässt schwer eine Vorstellung darüber gewinnen, wie einzelne Stützzellen als solche zerstört werden sollten, es kann ein Element aus dem Zusammenhange mit dem Ganzen nicht gelöst werden, ohne die Existenz zahlreicher umliegender Zellen zu gefährden. Es resultirt daraus, dass die lebhafte Regeneration des Riechepithels nicht die Stützzellen als solche neu entstehen lässt. Vielmehr befindet sich jede Zelle in einer Regeneration wie ein Organismus; die an der freien Zellenfläche durch den Riechprocess entstandenen Stoffverluste ersetzen sich im tieferen, dem Bindegewebe aufsitzenden Theile. Diese Auffassung bleibt bestehen, auch wenn wir nicht umhin können, für die Erhaltung der oft sehr zahlreichen Schleimzellen in der Regio olfactoria der Fische und der Bowman'schen Drüsen der höheren Wirbelthiere einen erheblichen Theil der ernährenden Stoffe in Anspruch zu nehmen. Nie findet man degenerirte Zellen auf der Oberfläche des Riechepithels, auch ist diese stets, selbst an Stellen, wo Schleimzellen fehlen, von einer schleimigen Schicht bedeckt. Auf diese Erwägungen gestützt, glaube ich den Schleimzellen und den Bowman'schen Drüsen nur die Aufgabe des Schutzes zuschreiben zu sollen. Die Stützzellen dagegen son-

dern an ihren freien Flächen eine Substanz ab, welche als allgemeines Reagens auf die Riechstoffe dient und mit diesen wirkliche chemische Umsetzungen eingeht. Die ansehnlichen Poren in der freien Wand der Stützzellen bei den Plagiostomen erhalten so eine angemessene Function zuertheilt. Die von v. Brunn entdeckte Membrana limitans olfactoria erfüllt die gleiche Aufgabe, wenn man die von Krause beschriebenen, sehr feinen und kurzen Härchen derselben nicht als solche, sondern als feine, dicht nebeneinander stehende Porencanälchen auffasst. Auch Frei (Das Mikroskop, 1881) scheint dieser Deutung zugeneigt, denn er sagt in Bezug auf jene Härchen: „Man wird unwillkürlich an das Dünndarmepithel erinnert".

III. Zur Physiologie.

Die neuen anatomischen Thatsachen, welche aus unseren Untersuchungen resultiren, erheischen eine weitere Erörterung, insoweit sie für Fragen physiologischer Art in Betracht kommen.

Von vornherein steht fest, dass durch jene Ergebnisse die bestehenden Ansichten über die Function der Riechschleimhaut bei den Wirbelthieren nicht beeinflusst werden. Hingegen liegt es nahe, ausgehend von der Thatsache, dass Endknospen als wahre Endorgane der Geruchsnerven auftreten, Rückschlüsse auf die functionelle Bedeutung der Endknospen der Epidermis zu thun. Nach längerem Meinungsaustausch stehen sich bezüglich der physiologischen Leistung der Endknospen noch jetzt zwei verschiedene Ansichten gegenüber; ein Theil der Forscher erblickt in denselben entschieden Geschmacksorgane, ein anderer Theil nicht minder entschieden Tastorgane. Erinnert man sich, mit wie allgemeiner Zustimmung F. E. Schulze den Endknospen der Fische Geschmacksfunction zuschreiben durfte, und wie besonders die spätere Entdeckung von morphologisch identischen Organen als zweifellosen Geschmacksorganen beim Menschen und den Säugethieren diesen Auffassungen eine neue Grundlage gab, so könnte man vielleicht glauben, auch in den hier zu erörternden Thatsachen eine Stütze für die Ansicht gewonnen zu haben, dass die Endknospen der Fische Geschmacksorgane seien oder wenigstens Perceptionen chemischer Agentien vermitteln.

Allein vorurtheilsfreie Erwägungen können nur zu einer Ansicht führen, welche der von F. E. Schulze (12, 18), Jourdan (36) u. A. geltend gemachten widerspricht. In der Hauptsache kann ich mich Merkel (33) anschliessen, welcher die Endknospen in der äusseren Haut der Fische für Tastorgane erklärt.

Wenn aber Merkel so weit geht, zwischen den Endknospen in der Mundhöhle der Säugethiere und denjenigen in der Mundhöhle der übrigen

Wirbelthiere, obwohl sie in beiden Fällen Endorgane eines specifischen Sinnesnerven, des Nervus glossopharyngaeus sind, eine functionelle Verschiedenheit zu statuiren, so verfällt er in Willkür, denn die Gründe physiologischer Art, die er beibringt, vermögen nicht gegen das noch immer festzuhaltende Princip der specifischen Energie der Sinnesnerven aufzukommen. Nur für die Endknospen der äusseren Körperbedeckung ist — und, wie ich Merkel zugebe, mit vollem Rechte — die Auffassung festzuhalten, dass sie die Tastempfindung vermitteln. Denn einerseits liegen keine beachtenswerthen experimentellen Beweise vor, welche einer Geschmacksfunction unserer Organe das Wort redeten, wohl aber solche, welche für ihre Tastfunction sprechen, andererseits ist die Auffassung, dass die Endknospen der äusseren Haut Tastorgane seien, diejenige, welche auch vom theoretischen Standpunkte aus allein Berechtigung besitzt.

Ohne Weiteres muss zugegeben werden, dass der Besitz eines Tastsinnes für die Fische ein nothwendiges Postulat ist. Es folgt dies sowohl aus der Beobachtung der lebenden Thiere, als auch daraus, dass wir bei anderen Wasserthieren unzweifelhafte Tastorgane kennen. Unter Anderem sei nur erwähnt, was Brehm (Thierleben) in seiner Beschreibung des Tunfischfanges sagt: Um die gefangenen Thiere aus einer überfüllten Kammer des Netzes in eine andere zu treiben, benutzt der Anführer der Fischer eine Hand voll Sand, „dessen Körner die äusserst furchtsamen Thiere derartig erschrecken, als fiele ihnen der Himmel auf den Rücken". Beobachtet man einen Fisch, wie er pfeilschnell sein Element durcheilt und dabei zwischen allerlei festen Körpern, Pflanzen und dergleichen hindurch seinen Weg mit bewundernswerther Sicherheit findet, so kommt man zu der Ueberzeugung, dass der Orientirungssinn dieser Thiere sogar eine hochgradige Ausbildung besitzen muss. Dieser Umstand bedingt vielleicht die ungewöhnliche Form und die Zartheit der Tastorgane. Welche der in der Haut der Fische bekannten nervösen Apparate sollen wir nun als das morphologische Substrat eines so hoch entwickelten Orientirungssinnes in Anspruch nehmen? Es bleibt nichts Anderes übrig, als die Endknospen in diesem Sinne zu deuten, für welche unter Umständen die Nervenhügel ergänzend und stellvertretend eintreten können.

Fast allgemein erkennt man auch die Tastfunction der Endknospen gewisser Körpertheile an, z. B. der an den Lippenrändern, Bartfäden und Flossen oft in grosser Zahl anzutreffenden.

Es wird Niemandem einfallen zu behaupten, dass Geruchsknospen oder Riechepithel überhaupt dieselbe Function üben wie die Endknospen der Epidermis. Das Vorkommen an so verschiedenen Körperstellen und unter so abweichenden Bedingungen lässt gar keine andere Annahme zu, als dass die Endknospen in anderer Richtung fungiren als die Geruchsknospen.

Aber auch zwischen Geruchsknospen, beziehungsweise Riechepithel überhaupt, und den Endknospen der Mundhöhlenschleimhaut müssen wir durchgehend nothgedrungen eine physiologische Verschiedenheit anerkennen. Die Sinneshärchen mögen in beiderlei Organen in ihrer Empfindlichkeit gegen chemische Reize auseinanderweichen; wissen wir doch, dass sogar die verschiedenen Hörhaare für verschiedene Töne abgestimmt sind. Aber auch abgesehen von theoretischen Gründen werden wir schon durch die Divergenz der anatomischen Substrate des Geruchs- und Geschmackssinnes auf eine physiologische Unterscheidung auch bei den Fischen hingewiesen. Wir haben anzunehmen, dass die Geruchsknospen und das Riechepithel der im Wasser lebenden Wirbelthiere als wahre Geruchsorgane durch die im Wasser verbreiteten Riechstoffe,[1] dass aber die dem Nervus glossopharyngaeus angehörenden Endknospen der Mundhöhle durch die im Wasser gelösten Schmeckstoffe ihren adäquaten Reiz empfangen. Es bleibt nach alledem als physiologische Aufgabe der Endknospen in der äusseren Haut nichts übrig als die Tastfunction. Es wäre doch wunderbar, wenn die Fische, die in der Nase ein Geruchsorgan und in der Mundhöhle Geschmacksorgane besitzen, nun auch noch mit der ganzen Körperfläche schmecken sollten.

Die Aenderung der Tastfunction in eine Geschmacksfunction einerseits und in eine Geruchsfunction andererseits, bei nicht gerade sehr durchgreifender Umwandlung der Endknospen selbst, ist durchaus nicht befremdlich. Tastorgane von der Beschaffenheit der Endknospen konnten sich offenbar sehr leicht zu Perceptionsapparaten für chemisch wirkende Agentien umbilden. Zahlreiche Gründe liessen sich noch beibringen, um unsere Behauptung, dass die Endknospen Tastorgane sind, zu begründen.

Morphologisch sind Endknospen, Geruchsknospen, Riechepithel und Geschmacksknospen als dieselben Organe zu betrachten. Physiologisch betrachtet sind die Endknospen Tastorgane. Ein Theil derselben bildet sich einerseits zu Geruchsknospen und zu einer gleichmässigen Regio olfactoria, andererseits in der Mundhöhle zu Geschmacksknospen aus. Die Regio olfactoria erleidet in der Reihe der Amphibien eine der eintretenden Luftathmung entsprechende Weiterbildung, welche sich in dem Auftreten der Bowman'schen Drüsen ausspricht.

Die Beschäftigung mit dem anatomischen Substrate der Sinnesfunctionen chemischer Art brachte es mit sich, dass sich das Interesse auch physiologischen Fragen von speciellerer Bedeutung zuwendete. Es liegt mir vornehmlich daran, die schon in den einleitenden Worten betonte Forderung, dass die hier in Betracht kommenden Probleme in erster Linie mit Hülfe der Chemie zu lösen sind, einigermaassen zu begründen.

[1] Vergl. C. Bergmann und R. Leuckart, *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs.* Stuttgart 1855. S. 450–451.

Bei der Untersuchung des Wesens einer Sinnesempfindung sind wir uns bewusst, dass wir mit den Mitteln objectiver Forschung nur bis zur Grenze des Materiellen gelangen können, dass die Vorstellung oder Empfindung im engeren Sinne, wie sie sich im Centralorgan ausbildet und uns zum Bewusstsein kommt, ein ungelöstes und der exacten Forschung auch heute noch unlösbares Problem ist. Speciell für Geruchs- und Geschmackssinn sind zwei Factoren der objectiven Forschung zugänglich, die Stoffe, welche den specifischen Reiz für die Nerven unserer Organe darstellen, das sind die physikalischen Empfindungsreize, und der Erregungsvorgang, der sich in den Endorganen des Nerven vollzieht, oder der physiologische Empfindungsreiz. Die wirkliche bewusste Empfindung oder Vorstellung, zu welcher sich die stattgefundene Erregung im Centralorgane umsetzt, hat bisher nur auf dem Wege der Psychologie und speculativen Philosophie ihre Erörterung finden können.

Die Kenntniss der Riech- und Schmeckstoffe ist das erste Erforderniss. Wenn v. Vintschgau (32) dem Ausspruche Cloquet's, dass unter Allem, was auf unsere Sinne wirke, die Dinge am wenigsten gekannt seien, welche die Geruchsnerven erregen, noch heute unbedingte Geltung beimisst, und wenn er ferner sagt, dass uns die Eigenschaften, welche eine Substanz besitzen müsse, um riechbar zu sein, vollständig unbekannt seien, so scheint mir dies etwas zu reservirt. Die Chemie hat uns in den letzten Jahren eine sehr grosse Anzahl riechender Stoffe in ihren Eigenschaften und Beziehungen kennen gelehrt. Wir haben durch die Erforschung der chemischen Umsetzungen einen Einblick in die Constitution der Körper gewonnen. Soweit physikalische Eigenschaften in Frage kommen, sind auch diese leidlich gut bekannt.

Wir wissen, dass — wenigstens für uns — nur solche Körper riechbar sind, welche als Gase mit der Riechschleimhaut in unmittelbare Berührung kommen, dass nur solche Stoffe schmeckbar sind, welche, in der Mundflüssigkeit gelöst, mit den Endorganen der Geschmacksnerven in directen Verkehr treten. Ein Körper muss, um riechbar zu sein, vor Allem bei irgend einer Temperatur flüchtig, um schmeckbar zu sein, in der Mundflüssigkeit löslich sein. Arsen z. B. ist bei gewöhnlicher Temperatur geruchlos, weil nicht flüchtig, wird es erhitzt, so verflüchtigt es sich und erregt eine Geruchsempfindung. Die Wahrnehmung, dass unter den anorganischen Verbindungen verhältnissmässig wenige den Geruchssinn erregen, während die organischen Körper in grosser Zahl riechbar sind, beruht auf der selteneren Flüchtigkeit der ersteren. Es sind also die Geruchs- und Geschmacksstoffe selbst, welche unmittelbar auf die Endorgane wirken müssen. Insoweit nur kommen die physikalischen Eigenschaften der Riech- und Schmeckstoffe in Betracht, alle übrigen Bedin-

gungen der Riech- und Schmeckbarkeit aber sind in den chemischen Eigenschaften der Körper zu suchen.

Von mehreren Seiten ist der Versuch gemacht, die Wirksamkeit oder Unwirksamkeit flüchtiger Körper auf die Endorgane des Riechnerven, ebenso die Verschiedenheit der Geruchsempfindungen aus den physikalischen Eigenschaften derselben abzuleiten. Man hat in neuerer Zeit in Anlehnung an die Undulationstheorie des Lichtes und die Schallübertragung auf das Ohr sogar versucht, die Erregung des Geruchsnerven auf eine Vibration der riechenden Gase zu gründen. So wenig diese Hypothesen der Kritik Stand zu halten vermögen, so sehr erscheinen uns die hierher bezüglichen Fragen einer erfolgreichen Erörterung fähig, wenn wir uns auf den Standpunkt des Chemikers stellen.

Die nicht geringen Bedenken, welche gegen das chemische Erklärungsprincip laut geworden sind, schreiben sich namentlich von der Thatsache her, dass bei weitem nicht alle Stoffe, die flüchtig oder löslich sind, auch eine Geruchs- oder Geschmacksempfindung bewirken. Gerade diese Thatsache aber ist es, welche durch die chemische Theorie des Geruchs- und Geschmacksprocesses eine ungezwungene Erklärung erfährt. Wir müssen dabei nur von der mehr als wahrscheinlichen Voraussetzung ausgehen, dass die Erregung des Nerven oder vielmehr zunächst der Endorgane durch einen wirklichen chemischen Process auf der Oberfläche der Schleimhaut zu Stande kommt. Wir nehmen als das allgemeine Reagens auf die Geruchsstoffe ein von den Stützzellen der Regio olfactoria geliefertes Secret in Anspruch.

Die ungemeine Empfindlichkeit des Riechepithels gegenüber Reagentien aller Art ist Jedem bekannt, der sich mit diesem Gegenstande beschäftigt hat. Diese Empfindlichkeit sagt uns also, dass die Riechschleimhaut den mit ihr in Berührung kommenden chemisch wirksamen Körpern die günstigsten Angriffspunkte bietet. Nicht minder weist der Reichthum an Blutgefässen auf das wirkliche Stattfinden von chemischen Processen auf der Riechschleimhaut hin, indem dadurch eine beständige Regeneration der verbrauchten Zersetzungsstoffe ermöglicht ist.

Gleichviel wie die endliche Entscheidung fallen mag, ob die Stützzellen oder die Drüsen das allgemeine Reagens liefern, wir dürfen annehmen, dass die bei dem Umsetzungsprocesse auf der Riechschleimhaut ausgelösten Kräfte auf die Riechhärchen als Angriffspunkte wirken und so den Nerven in einen Erregungszustand versetzen. Der Reiz wird also durch ein allgemeines Reagens, welches die Oberfläche der Schleimhaut bedeckt und mit den Geruchsstoffen chemische Umsetzungen eingeht, den Riechzellen übermittelt. Wir müssen annehmen, dass es die bei den Umsetzungsprocessen stattfindenden molecularen Bewegungen sind, welche den eigentlichen Reiz

darstellen, nicht aber elektrische oder thermische Kräfte, denn wir kennen nicht so viele verschiedene Arten von Wärme und Elektricität, dass wir darauf hin die Verschiedenheit der Geruchsempfindungen verstehen könnten. Die Reize, welche wir durch unsere Sinnesnerven aufnehmen, sind ja in letzter Instanz sämmtlich Bewegungsformen.

Die Chemie lehrt, dass es Stoffe giebt, welche sehr geringe Reactionsfähigkeit besitzen und indifferente genannt werden, während andere sich durch die Fähigkeit auszeichnen, mit andern Körpern leicht die mannichfachsten Umsetzungen einzugehen. Betrachten wir die flüchtigen Körper unter diesem Gesichtspunkte, so ergiebt sich, dass diejenigen, welche trotz ihrer Flüchtigkeit keine Geruchsempfindung erregen, meist indifferente Körper sind. Es folgt also, dass nur diejenigen gasförmigen Stoffe riechbar sind, welche fähig sind, mit dem allgemeinen Reagens in chemische Reaction zu treten. Demnach erklärt sich z. B., dass der inactive Sauerstoff eine Geruchsempfindung darum nicht bewirkt, weil er das Substrat der Riechschleimhaut nicht chemisch afficirt. Der active Sauerstoff, das Ozon, besitzt einen intensiven Geruch vermöge seiner starken Affinitäten. Wasser im gasförmigen Zustande erregt den Geruchsnerven nicht, wohl aber das leicht zersetzbare Wasserstoffsuperoxyd. Salzartige Verbindungen sind im Allgemeinen weniger Geruchserreger als saure und basische. Auf der anderen Seite sind die flüchtigen Stoffe, welche bei chemischen Processen mit starken Affinitäten wirksam sind, diejenigen, welche auch die Geruchsnerven intensiv erregen. Unter zahlreichen Beispielen, welche unsere Behauptung bestätigen, sei nur erwähnt, dass Methan und Aethan, beides indifferente, gesättigte Kohlenwasserstoffe, keinen Reiz auf die Endorgane ausüben, dass dagegen die ungesättigten, also reactionsfähigeren Glieder der Aethylen- und Acetylenreihe fast alle einen durchdringenden Geruch besitzen. So beobachten wir in zahlreichen Fällen, dass ein Körper trotz aller Flüchtigkeit darum nicht riechbar ist, weil er sich gegen das allgemeine Reagens der Nasenschleimhaut indifferent verhält, und umgekehrt. Die Zweckmässigkeit, welche wir darin erkennen, dass wir unserem Organismus schädliche Stoffe besonders scharf und unangenehm mittelst der Nase empfinden, ist also mit anderen Worten die Thatsache, dass Körper, welche unsere Athmungsorgane oder den Organismus im Allgemeinen in schädlicher Weise afficiren würden, das chemisch so reizbare und empfindliche allgemeine Reagens in noch höherem Grade angreifen und eine unangenehme Geruchsempfindung hervorrufen. So wird das Geruchsorgan in der natürlichsten Weise der berufene Hüter [1] für die Athmungsorgane.

---

[1] C. Bergmann und R. Leuckart, *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs* Stuttgart 1855. S. 227. F. Bidder, Artikel „Riechen" in R. Wagners *Handwörterbuch der Physiologie.* Bd. II. 1844. S. 926.

Die Aehnlichkeit und die Verschiedenheit der Gerüche beruht auf der chemischen Constitution der Riechstoffe, welche die Art der Umsetzungsprocesse auf der Regio olfactoria bedingt. Chemisch ähnliche, d. h. in ihren Reactionen übereinstimmende Körper besitzen meist auch einen ähnlichen Geruch. Beispiele sind die homologen Reihen der organischen Chemie. Ammoniak und Methylamin sind durch den Geruch nicht zu unterscheiden, sie sind einander zugleich in ihren chemischen Reactionen äusserst ähnlich. Die chemische Constitution der Körper, deren Erforschung sich die Chemie als wichtigste Aufgabe stellt, erklärt die Aehnlichkeit oder Verschiedenheit der Gerüche meist in befriedigender Weise.

Worauf es beruht, dass Körper von derselben atomistischen Zusammensetzung oft durchaus verschiedene Geruchsempfindungen hervorbringen, würde vollkommen unerklärlich sein, wenn uns nicht das Studium der Chemie mit den Lehren der Isomerie bekannt gemacht hätte. Isomere Körper unterscheiden sich durch ihre Constitution von einander, also auch durch die Art der chemischen Zersetzungen und darum durch den Geruch. Zahllose Beispiele könnten angeführt werden, welche beweisen, dass isomere Körper fast stets verschiedenen Geruch besitzen. Die Physik lässt uns bei allen diesen Fragen im Stich. Entsprechende Erwägungen gelten für die der Geruchsfunction so nahe verwandte Geschmacksfunction.

Halle a/S., im Juli 1883.

Erst nach Abschluss der vorstehend mitgetheilten Untersuchungen und nach mehrfachen vergeblichen Bemühungen an schlecht conservirten Objecten gelangte ich in den Besitz von für meine Zwecke hinreichend frischen Exemplaren von Clupea harengus, dessen Regio olfactoria für die Entwickelung des Riechepithels aus Endknospen eine interessante Bestätigung darbietet. Die Regio olfactoria mittelgrosser Exemplare von Clupea harengus repräsentirt eine Stufe in der angegebenen Entwickelung, welche die Mitte hält zwischen Geruchsknospen und dem einheitlichen Riechepithel, und welche dem von Cottus scorpius beschriebenen Uebergangsstadium entspricht. Auf diesen Punkt und einige auf die Entwickelung der Nasenschleimhaut bezügliche Fragen gedenkt Verfasser in einer späteren Arbeit zurückzukommen.

Citirte Literatur,

auf welche im Texte durch Zahlen verwiesen ist.

1) A. Scarpa, *Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu.* Ticini 1789.

2) P. Configliachi e M. Rusconi, *Monografia del proteo anguino di Laurenti.* Pavia 1819. p. 93—95.

3) G. R. Treviranus, *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte.* Göttingen 1822. Bd. VI.

4) v. Siebold und Stannius, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.* II. Thl. Wirbelthiere. Von H. Stannius. Berlin 1846.

5) F. Leydig, Ueber die Haut einiger Süsswasserfische. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1851. Bd. III.

6) Derselbe, Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). *Dies Archiv,* 1853.

7) Eckhardt, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie.* 1855. Hft. I.

8) A. Ecker, *Bericht über die Verhandlungen zur Beförderung der Naturwissenschaft zu Freiburg i. B.* 1855. Nr. 12.

9) M. S. Schultze, Ueber die Endigungsweise des Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. *Monatsberichte der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.* November 1856.

10) F. Leydig, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.* 1857.

11) M. S. Schultze, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Mit 5 Kupfertafeln. Aus den *Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle,* Bd. VII, besonders abgedruckt. Halle 1862.

12) F. E. Schulze, Ueber die becherförmigen Organe der Fische. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1863. Bd. XII.

13) G. Schwalbe, Ueber das Epithel der Papillae vallatae. Vorläufige Mittheilung. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1867. Bd. III. S. 504.

14) F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1867. Bd. III.

15) Chr. Lovén, Beiträge zur Kenntniss vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1868. Bd. IV. S. 96. (Uebersetzt aus dem schwedischen Original.)

16) G. Schwalbe, Ueber die Geschmacksorgane der Säugethiere und des Menschen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1868. Bd. IV. S. 154.

17) H. v. Wyss, Ueber ein neues Geschmacksorgan auf der Zunge des Kaninchens. *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften.* 1869. Nr. 35. S. 548.

18) F. E. Schulze, Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1870. Bd. VI.

19) Derselbe, Die Geschmacksorgane der Froschlarven. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1870. Bd. VI.




20) Exner, Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. *Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien.* 1870. Bd. LXIII.

21) Derselbe, Weitere Mittheilungen über die Structur der Riechschleimhaut. *Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien.* 1872. Bd. LXV. Januar.

22) Babuchin, Das Geruchsorgan. In Stricker's *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere.* Leipzig 1872. Bd. II. S. 964—976.

23) Th. W. Engelmann, Die Geschmacksorgane. *Ebendaselbst.* S. 822—838.

24) Grimm, Ueber das Geruchsorgan der Störe. Vorläufige Mittheilung. *Göttinger Nachrichten.* 1872.

25) A. v. Brunn, Untersuchungen über das Riechepithel. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1875. Bd. XI.

26) R. Wiedersheim, Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1876. Bd. XXVII.

27) Malbranc, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1876.

28) Sophie Pereyaslawzeff, *Vorläufige Mittheilungen über die Nase der Fische.* Dissertation. Zürich 1876.

29) Dieselbe, Ueber die Structur und die Form des Geruchsorganes bei den Fischen. *Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher*, unter Redaction von A. Beketoff. St. Petersburg 1878. Bd. IX. S. 36—49. Sitzungsprotokolle der zool. Section vom 11. Februar. (Russisch.)

30) Joh. Hönigschmied, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie über die Geschmacksorgane der Säugethiere. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1873. Bd. XXIII. S. 414—434.

31) Fr. Hofmann und G. Schwalbe, *Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie.* Bd. VII. Literatur 1878. I. Abth.: Anatomie. Leipzig 1879.

32) M. v. Vintschgau, Physiologie des Geschmackssinns und des Geruchssinns. L. Hermann's *Handbuch der Physiologie.* Leipzig 1880. Bd. III. Th. 2. S. 143—286.

33) F. Merkel, *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere.* Rostock 1880. 4⁰. Mit 15 Tafeln.

34) A. v. Brunn, Weitere Untersuchungen über das Riechepithel und sein Verhalten zum Nervus olfactorius. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1880. Bd. XVII.

35) Solger, Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. II. *Archiv für mikroskopische Anatomie* 1880. Bd. XVII. S. 466.

36) E. Jourdan, *Sur les organes du goût des Poissons osseux.* 1881.

37) R. Wiedersheim, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere auf Grundlage der Entwickelungsgeschichte bearbeitet.* Jena 1882. Th. I.

Erläuterung der Abbildungen.

Tafel XII.

Fig. 1. Flächenansicht eines Theiles der Riechschleimhaut von Belone.

a Oeffnungen im Epithel, welche im Grunde die peripherischen Enden der Geruchsknospen zeigen.

b Die bei tieferer Tubusstellung sichtbaren, durch blaue Umrisse angedeuteten grössten optischen Querschnitte der Geruchsknospen.

Fig. 2. Querschnitt durch die Riechschleimhautfalte und deren nächste Umgebung von Belone, in der in Fig. 3 durch die Linie *a b* angedeuteten Richtung.

a Indifferentes, mehrschichtiges Epithel, in welches die sehr zahlreichen Geruchsknospen *b* eingelagert sind.

c Nervus olfactorius, dessen letzte Theilästchen bei *dd* in die Geruchsknospen verlaufen.

e Pigmentzellen.

Fig. 3. Geruchsgrube der linken Seite von Belone.

m Schleimhautfalte.
(Wenig vergrössert.)

Fig. 4. Flächenansicht eines Theiles der Regio olfactoria von Exocoetus volitans.

k, k, k, k Die in der Flächenausdehnung sehr entwickelten Geruchsknospen.

n, n, n Die schmalen Reste indifferenten Epithels.

Fig. 5. Oberer Theil einer Riechschleimhautfalte von Trigla gurnardus in oberflächlicher Ansicht.

a Unterbrechungen im Epithel, welche von den peripherischen Endflächen der Geruchsknospen eingenommen werden.

a' Weiter abwärts vom Faltenrande befindliche grössere Geruchsknospe.

b Oeffnungen der Schleimzellen.

c Die zwischen den Knospen netzförmig verlaufenden, erhöhten Partieen des Epithels, dessen Zellen in der Richtung der Netzleisten gedehnt sind.

Fig. 6. Drei Geruchsknospen aus der Regio olfactoria von Belone im Längsschnitt. (Stark vergrössert.)

a, a, a Pori der Knospen.

b, b, b Geruchsnervenzweige.

c Indifferentes, mehrschichtiges Epithel.

d Bindegewebe von knorpelartiger Structur und Consistenz.




Fig. 7. Querschnitt durch einen Theil der Regio olfactoria von Exocoetus volitans. Die Geruchsknospen von typischer Form und Grösse sind durch verhältnissmässig breite Partieen des indifferenten Epithels getrennt.

Fig. 8. Drei Geruchsknospen vom oberen Rande der Riechschleimhautfalte von Exocoetus volitans, wie sie in natürlicher seitlicher Ansicht erscheinen.

Fig. 9. Querschnitt des Riechepithels von Exocoetus an einer Stelle, wo die Geruchsknospen *a, a, a,* das Zwischenepithel in der Tiefe verdrängt und resorbirt haben.

Fig. 10. Querschnitt aus einer anderen Gegend des Riechepithels. Das indifferente Epithel ist in seinen tieferen Theilen durch die Geruchsknospen nahezu unterdrückt worden.

Fig. 11. Schnitt durch eine Riechschleimhautfalte von Trigla gurnardus, die Vertheilung und Lagerung der Geruchsknospen schematisch darstellend.

m, m Geruchsknospen.
n, n Geschichtetes, nervenloses Epithel.

Fig. 12. Querschnitt durch den Kopf des Triton taeniatus.

k, k Geruchsknospen.
b Bowman'sche Drüsen in denselben.
m Kopfdrüse.
o Knochen.
c Knorpel.
e Epidermis.
d Drüsen der letzteren.
e' Epithel der Gaumenwand.

Tafel XIII.

Fig. 13. Zwei Geruchsknospen *a, a* von Trigla gurnardus im Längsschnitt. (Stark vergrössert.)

b Indifferentes Zwischenepithel.

Fig. 14. Durchschnitt durch einen Theil der Regio olfactoria von Trigla mit drei Geruchsknospen. Das Epithel hat sich vom Bindegewebe abgehoben, die Nervenstämmchen gehen continuirlich in die zugehörigen Geruchsknospen über.

Fig. 15. Drei Geruchsknospen *m, m, m* von Trigla; dieselben besitzen einen über das normale Maass hinausgehenden Querdurchmesser.

n, n, n, wie in Fig. 11.

Fig. 16. Stück einer Riechschleimhautfalte vom Dorsch von der Fläche gesehen.
m Kreisförmig umgrenzte Organe von zweifelhafter Bedeutung.

Fig. 17. Senkrechter Schnitt durch zwei Falten der Regio olfactoria von Fierasfer.

r, r, r Riechepithel.
m, m Die Faltenrücken bekleidendes indifferentes Epithel, welches gegen das Riechepithel scharf abgegrenzt ist.

Fig. 18. Schnitt durch einen dem oberen Faltenrande nahegelegenen Theil des Riechepithels von Gobio fluviatilis.

Fig. 19. Querschnitt durch das Geruchsorgan und die angrenzenden Theile von Umbra Crameri. Der Schnitt halbirt das Organ.

a, a, a Geruchsknospen.
b, b, b Bindegewebe.
c Die zwischen vorderer und hinterer Nasenöffnung über die Geruchsgrube gespannte Hautbrücke.
e Epidermis.
e' Obere Schicht derselben mit zahlreichen Schleimzellen.
e'' Tiefere, von Schleimzellen freie Schicht.
f Indifferentes Epithel, zwischen den Geruchsknospen *a* und *a'* eine niedrige Falte bildend.
g Andeutung einer ursprünglichen Zweitheilung der Geruchsknospe *a'*.
k Knorpel.
o Knochen.
n, n Nervenhügel in der äusseren Haut.
n' Nervenhügel des Seitencanalsystems.
s Seitencanal im Querschnitt.
N Nervus olfactorius.

Fig. 20. Randstück einer Riechschleimhautfalte von Cottus scorpius. Flächenansicht.

R, R Riechepithel.
n Den Faltenrücken bekleidendes indifferentes Epithel, welches halbinselförmige Ausläufer, *n'*, in das Riechepithel entsendet.
m Papillenförmige Reste des gewöhnlichen, geschichteten Epithels im Riechepithel.
k Unvollkommen erhaltene Geruchsknospen.

Fig. 21. Regio olfactoria von Cottus scorpius. (Vergrössert.)

Fig. 22. Schnitt durch zwei Falten der Regio olfactoria und das zwischen ihnen liegende Faltenthal von Esox lucius.

a, a, a Geruchsknospen.
N Zweige des Nervus olfactorius.

Fig. 23. Querschnitt durch das Randstück einer Riechschleimhautfalte von Cottus scorpius.

R, m und *n*, wie in Fig. 20.
m', m', m' Nur noch lose im Riechepithel haftende Fragmente des gewöhnlichen geschichteten Epithels.

Fig. 24. Regio olfactoria des Fierasfer. (Vergrössert.)

Fig. 25. Senkrechter Schnitt durch zwei benachbarte Falten der Regio olfactoria von Cottus scorpius.

R Riechepithel.
m Das den Faltenrücken bekleidende mehrschichtige Epithel.
n Fragmente desselben im Riechepithel.



Fig. 26. Schnitt durch einen Theil der Regio olfactoria vom Dorsch; es sind zwei der fraglichen Organe im Längsschnitt sichtbar.

Fig. 27. Horizontalschnitt durch den Kopf einer Larve von Triton cristatus.

o, o Aeussere Nasenöffnungen.
R Gefaltete Regio olfactoria.
e Epidermis.
k Knorpel.
a, a Augen.

Fig. 28. Querschnitt durch das Geruchsorgan von Gobius niger.

r, r, r Riechepithel.
a Längsfalte in demselben.
b, b Papillenförmige Reste indifferenten Epithels im Riechepithel.
e Mehrschichtiges Epithel.

Tafel XIV.

Fig. 29. Der Theil *b* in der Fig. 31 A, unter starker Vergrösserung gezeichnet.
b Die durch platte Epithelzellen nach aussen abgeschlossene Hauptfalte der Regio olfactoria.
n, n Geruchsknospen.
m, m Differente Zellen zwischen Geruchsknospen und umgebendem Epithel.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch einen Theil der Regio olfactoria von Triton cristatus.

a Querdurchschnittene Geruchsknospen.
b Das zwischen diesen aufsteigende Bindegewebe.
c Blutcapillaren.
p Pigmentzellen.

Fig. 31 A. Querschnitt durch die linke Nasenhöhle des Proteus anguineus.

a, a, a Geruchsknospen.
n Querdurchschnittene Nervenzweige.
k Durchschnittene Strahlen des Knorpelgerüstes.
b Hauptfalte der Regio olfactoria.

Fig. 31 B. Querschnitt der rechten Nasenhöhle des Proteus. Bezeichnung wie in Fig. 31 A.

Fig. 32. Querschnitt der linken Nasenhöhle einer sehr jungen Larve von Salamandra maculosa.

N Aeussere Nasenöffnung.
r Riechepithel.
k, k Unentwickelter Knorpel.
n Drei Nervenhügel der Epidermis.

Fig. 33. Querschnitt der Nasenhöhle einer älteren Salamanderlarve.

a, a, a Geruchsknospen.
b Indifferentes Epithel zwischen denselben.

d Bowman'sche Drüsen innerhalb der Geruchsknospen.
c Blutcapillaren.
p Pigmentzellen.

Fig. 34. Schnitt durch das Riechepithel von Carassius vulgaris.

Fig. 35. *a*, *b* und *c* sind die drei Geruchsknospen von Belone zugehörigen Nervenzweige des Olfactorius. Die Geruchsknospen sind zum Theil entfernt.

a Nervenzweig, dessen einzelne Fasern vor dem Eintritt in die Geruchsknospe eine kernhaltige Anschwellung bilden.
b Von der abgetrennten Knospe hat sich eine Riechzelle losgelöst und den Zusammenhang mit ihrer Nervenfaser bewahrt, in welche sie direct übergeht.
c Nervenbündelchen mit anhängender, zum Theil zerstörter Knospe.

Fig. 36. Schnitt durch einen zwei Geruchsknospen umfassenden Theil der Regio olfactoria von Triton cristatus.

h Eintiefung der freien Knospenfläche mit den Resten der Riechhärchen.
s Schleimzellen im nervenlosen Flimmerepithel.

Fig. 37. Schematische Darstellung eines Theiles der Regio olfactoria von Proteus anguineus. Flächenschnitt.

r Riechepithel.
e Indifferentes Epithel der Falten, deren bindegewebige Grundlage bei *b* durchschnitten ist.
n, *n* In Reduction begriffene Streifen des indifferenten Epithels, welches die Knospen von einander trennt.
m Isolirter Pfeiler des indifferenten Epithels, welcher von der Falte *n* abgetrennt wurde.

Fig. 38. Schnitt durch den Randtheil der Regio olfactoria von Triton taeniatus. dem Epithel ist eine Geruchsknospe eingelagert.

h Reste der Riechhärchen.
s Schleimzellen im indifferenten Flimmerepithel.
b Blutgefässschlingen.

Fig. 39. Querschnitt durch einen der Fig. 4 auf Taf. XII entsprechenden Theil der Regio olfactoria von Exocoetus volitans.

a, *a* Geruchsknospen von relativ bedeutendem Durchmesser.
b, *b*, *b* Zwischenepithel.

Fig. 40. Flächenschnitt durch einen kleinen Theil des Riechepithels von Belone.

g Die Räume im nervenlosen, mehrschichtigen Epithel, aus denen die Geruchsknospen hier entfernt sind.
m Die querdurchschnittenen deckzellenförmigen Elemente jenes Epithels, welche die Knospen peripherisch umhüllen.



Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum und dem Gubernaculum Hunteri des Menschen.

Von

Dr. F. Bramann,
Königsberg i. Pr.

(Hierzu Tafel XV.)

Der Descensus testiculorum und die mit diesem Vorgange in Zusammenhang stehenden Organe haben zwar schon seit geraumer Zeit die Aufmerksamkeit der Anatomen auf sich gezogen, doch scheinen die bis zum vorigen Jahrhundert darüber angestellten Untersuchungen sich meist nur auf Thiere beschränkt zu haben, von welchen dann ohne weiteres Rückschlüsse auf den Menschen gemacht wurden. In Folge dessen war die Kenntniss dieses Vorganges bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts eine überaus mangelhafte und Niemand wusste mehr darüber anzugeben, als dass auch beim menschlichen Foetus, wie Galen es bereits für den Affen beschrieben hatte, die Hoden in der Unterleibshöhle liegen und später in den Hodensack gelangen. — Der erste, welcher den Descensus beim Menschen genauer untersucht und beschrieben hat, war P. Camper, ihm folgten Paletta, Pott, Hunter, Brugnoni, Tuminati u. A., deren Ansichten abgesehen von Einzelheiten zum Theil auch heute noch als richtig angesehen werden. Seitdem sind die Untersuchungen, besonders in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts, vielfach wiederholt, und eine grosse Zahl bedeutender Arbeiten über den fraglichen Gegenstand veröffentlicht. Eine ausführliche Wiedergabe aller hierher gehöriger Daten würde aber zu weit führen, ich werde mich deshalb darauf beschränken, die Ansichten der Autoren von Paletta bis in die neueste Zeit nach bestimmten Gesichtspunkten geordnet, hier kurz anzuführen, um damit zugleich zu zeigen, dass die Meinungen der Anatomen über den Descensus nicht nur in früherer,

sondern auch in der neuesten Zeit noch weit auseinander gehen und eine einheitliche Auffassung dieses Vorganges bis jetzt nicht erzielt ist.

Was zunächst den Ursprung und die Zusammensetzung des Gubernaculum betrifft, so beschreiben Camper,[1] Pott und Langenbeck[2] dasselbe als einen vom Bauchfell gebildeten hohlen Cylinder, der von der Gegend des innern Leistenringes zum untern Ende des Hodens emporsteigt. Aehnlich stellt auch Blumenbach[3] das Gubernaculum als einen vom Bauchfell gebildeten cylindrischen Fortsatz dar, aus dessen Basis ein kurzer Kegel mit einer Anschwellung am oberen Ende hervortritt, auf welcher der Hoden sitzt. — Alle andern Autoren lassen dagegen das Gubernaculum nicht ausschliesslich vom Peritoneum gebildet, sondern von demselben nur umgeben werden und theils aus Bindegewebe allein, theils aus Muskel- und Bindegewebe bestehen. So beschreibt Vicq d'Azyr[4] dasselbe als einen soliden, nur aus Bindegewebe bestehenden Stengel, der von der Gegend des Bauchringes zum Hoden geht und nur an der vorderen Seite vom Bauchfell bedeckt wird. Mit ihm stimmen in Bezug auf die Structur des Gubernaculum Wrisberg,[5] Hunter,[6] H. Meckel[7] und Oesterreicher[8] überein, doch lassen die Letzteren das Gubernaculum nicht von der Gegend des Leistenringes, sondern aus dem oberen Theile bez. dem Grunde des Hodensackes entspringen und als rundlichen Strang durch den Leistencanal zum Hoden emporsteigen. Auch E. H. Weber[9] (in Hildebrand's Anatomie, IV.) stellt das Gubernaculum als aus Bindegewebe bestehend dar, unterscheidet an demselben aber einen oberen „fasrigen" und einen unteren im Hodensacke befindlichen „gallertigen" Theil, die Anwesenheit von Muskelfasern aber stellt er in Abrede. Ebenso lässt Beck[10] das Gubernaculum vor seinen

---

[1] P. Camper, (1756) *Kleine Schriften*, übersetzt von Herbell. 1781. Bd. II.

[2] C. J. Langenbeck, Commentarius de structura peritonei etc. In den *Göttinger gelehrten Anzeigen*. Göttingen 1817. Bd. I.

[3] Blumenbach, *Institutiones physiologicae. Ed. nova.* 1798.

[4] Vicq d'Azyr, *Recherches sur la structure et la position des testicules in hist. de l'acad. royale.* Année 1780. Paris 1784.

[5] H. A. Wrisberg, *Observationes anat. de testiculorum ex abdomine in scrotum descensu.* 1778.

[6] J. Hunter, *Observations on certain parts in the animal oeconomy.* London 1786. Nr. I. Im Auszuge übersetzt von Scheller 1802.

[7] H. Meckel, *Zur Morphologie der Harn-Geschlechtswerkzeuge der Wirbelthiere.* Halle 1858.

[8] H. Oesterreicher, *Neue Darstellung der Lehre von der Ortsveränderung der Hoden.* 1830.

[9] E. H. Weber, Hildebrandt's *Anatomie.* Bd. IV.

[10] B. Beck, Ueber die Bildung der gemeinschaftlichen Scheidenhaut bei der Ortsveränderung des Hodens. (*Wiener Zeitschrift.* October 1847.) Schmidt's *Jahrbücher.* 1848. Bd. LVII. S. 290. 291.

Eintritt in den Leistencanal aus einer „pulpösen, gelbgraulichen“ Masse bestehen, die mikroskopisch untersucht aus fibrösen Fasern und Bindegewebsbündeln zusammengesetzt ist, aber keine Muskelfasern enthalten soll. — Im Gegensatze dazu beschreibt Tuminati[1] das Gubernaculum als eine nur aus Muskelfasern gebildete cylindrische Röhre, die mit Gallerte gefüllt ist, während Brugnoni[2] dasselbe ausser aus dem Cremaster, noch aus vielem lockeren Bindegewebe bestehen und theils von dem unteren Rande des Musculus obliquus internus, theils von den Schamknochen und dem unteren Theile des Hodensackes entspringen lässt.

Beinahe denselben Ursprung hatte bereits vorher Paletta[3] für das Gubernaculum angegeben, indem dasselbe aus dem Peritoneum, der Aponeurose des Musculus obliquus externus und internus und Muskelfasern vom Obliquus internus bestehen sollte. Die letzteren sollten am oberen Ende des Gubernaculum eine breite Aponeurose bilden, von welcher ein dichter weisser Strang mitten durch das Gubernaculum bis zu den Schamknochen herabziehen und mit dem Bindegewebe des Hodensackes in Verbindung stehen sollte. — Mit Ausnahme von Fr. Meckel[4] und Bürkner[5] leugnen alle anderen Autoren die Anwesenheit dieses festen axialen Stranges, J. Fr. Meckel[6] will das Gubernaculum sogar mit einer ganz weichen gallertigen Masse angefüllt gefunden haben. Auch Seiler,[7] der unstreitig die genauesten und ausgedehntesten Untersuchungen über diesen Gegenstand angestellt hat, unterscheidet an dem Gubernaculum eine Axe von lockerem Bindegewebe, das sich aus dem Hodensacke theils als Fortsetzung des Bindegewebes daselbst, theils als Fortsetzung der Hautaponeurose nach oben zur Bildung des Leitbandes fortsetzt und am oberen Ende des letzteren mit einer gallertigen Masse von kugliger Form zusammenhängt. Um dieses Bindegewebe legen sich beim Durchtritt durch den Leistencanal Muskel-

---

[1] Joh. Tuminati, Ricerche anatomiche interno alle tonache di testicoli. Venezia 1790. Uebersetzt in Kühne und Weigel's *Ital. med. chir. Bibl.* Leipzig 1794. Bd. II.

[2] J. Brugnoni, *De testium in foetu positu in opuscul. anat. sclect. ed.* Sandifort 1788. Uebersetzt von Tabor 1791.

[3] J. B. Paletta, (1777) Nova gubernaculi testis Hunteriani et tunica vaginalis anat. descript. in opuscul. select. J. B. 1788. Deutsch in *Anatomische Schriften* von G. Azzoguidi, J. B. Paletta und J. Brugnoni, herausgegeben von E. Sandifort, übersetzt von Tabor. Heidelberg 1791.

[4] Fr. Meckel, *Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie.* Halle 1806.

[5] R. Brückner, *Abbildungen zur Lehre von den Unterleibsbrüchen nebst einer ausführlichen Darstellung des Herabsteigens der Hoden.* Berlin 1844.

[6] J. Fr. Meckel, *Menschliche Anatomie.* 1820. Bd. IV.

[7] Anton Scarpa's *Neue Abhandlungen über Schenkel- und Mittelfleischbrüche.* Uebersetzt und vermehrt von B. W. Seiler. Leipzig 1822.

fasern vom Obliquus internus und transversus an und verlaufen bis zur Mitte des Leitbandes hinauf. Ausserdem wird das Leitband noch von einer dünnen Schicht lockeren Bindegewebes als Fortsetzung der Fascia transversa und vom Peritoneum bedeckt.

Dieser Ansicht von Seiler haben sich sodann Burdach,[1] Joh. Müller,[2] Bischoff[3] und Bürkner vollständig angeschlossen, nur lässt der Letztere die bindegewebige Axe des Gubernaculum als circumscripten rundlichen Strang im Grunde des Hodensackes beginnen, nach dem Bauchringe zu sich konisch zuspitzen, und nach dem Durchtritt durch den letzteren wieder breiter werden, um mit einer gallertartigen Masse eben am Hoden zu endigen. — Auch Rathke[4] stimmt im wesentlichen mit Seiler überein, nur behauptet er, dass der bindegewebige Kern des Leitbandes nicht eine Fortsetzung des Bindegewebes des Hodensackes, sondern ein selbstständiges Gebilde sei, das in der Bauchhöhle entstehe und dem Hodensacke allmählich entgegenwachse.

Von neueren Autoren bekennt sich Sappey,[5] was die Structur des im Abdomen befindlichen Theiles des Gubernaculum betrifft, auch vollkommen zu Seiler's Ansicht, nur lässt er die Muskelfasern beim Eintritt in den Inguinalcanal sich in zwei Theile spalten, die später den äusseren und inneren[6] Cremaster bilden, während die bindegewebige Axe des Gubernaculum sich in drei Bündel theilt, von denen das äussere (laterale) sich an den Leistenring in der Höhe der Spina anterior inferior heftet, das innere aus dem Canal zum Tuberculum pubis und der Scheide des Musculus rectus, das mittlere zum Grunde des Hodensackes geht. Diese Dreitheilung des unteren Endes des Gubernaculum finden wir ausserdem noch bei Heitzmann.[7]

Cleland[8] beschreibt das Gubernaculum als zusammengesetzt aus dem Bauchfell, auf- und absteigenden Fasern der Aponeurose des Musculus obliquus externus und auf- und absteigenden Fasern der Fascia lumbalis. Ausserdem sollen sich neben abwärts bogenförmigen Fasern des Cremaster

---

[1] Burdach, *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft.* 1828. Bd. II.

[2] Joh. Müller, *Bildungsgeschichte der Genitalien.* Düsseldorf 1830.

[3] Bischoff, Entwickelungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. 1842. In Sömmering's *Vom Bau des menschlichen Körpers.* Bd. VII.

[4] H. Rathke, *Abhandlungen aus der Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere.* 1832. Th. I.

[5] Ph. C. Sappey, *Traité d'Anatomie descriptive.* Paris 1879.

[6] Sappey spricht von einem äusseren und inneren Cremaster als einem lateralen und medialen, während Kölliker und Henle den inneren Cremaster als eine Hülle beschreiben, die innerhalb des äusseren Cremasters liegt.

[7] Heitzmann, *Anatomie des Menschen.* Bd. II.

[8] Cleland, *The mechanisme of the gubernaculum testis.* Edinburgh 1856.

auch aufsteigende Muskelfasern finden, die aber bereits vor dem Descensus atrophiren.

Kölliker[1] dagegen will nur in den letzten Monaten der Schwangerschaft im Gubernaculum quergestreifte Muskelfasern gefunden haben, die von der Leistengegend aufwärts zum Hoden ziehen, während andere abwärts nach dem Scrotum verlaufen und später den Cremaster bilden. Für die ersten Monate leugnet Kölliker aber die Anwesenheit von Muskelfasern im Leitbande, das bis zum fünften Monat als ein „fasriger" Strang zur Leistengegend herabgeht und sich hier in dem sogenannten Scheidenfortsatz des Bauchfelles verliert. Mit dem letzteren zusammen soll es sich dann durch die Bauchwand hindurch bis in's Scrotum hinab entwickeln.

Der Vollständigkeit halber muss nun noch einer Ansicht Erwähnung geschehen die von allen bisher angeführten vollkommen abweicht. E. H. Weber[2] behauptete nämlich, dass in der Gegend des Inguinalcanales zwischen den Bündeln der Bauchmuskeln ein geschlossener, von der Bauchhaut ganz unabhängiger Sack entstehen sollte, dessen oberer Theil in die Bauchhöhle hinein, nach dem Hoden zu wachse und Muskelfasern vom Musculus obliquus internus bis nahe an das untere Ende des Hoden mit sich führe. Der untere Theil der Blase dagegen sollte in das Scrotum hinabwachsen und durch Verdrängung des Bindegewebes daselbst dem Hoden den Weg bahnen.

Ebensowenig wie über Structur und Ursprung des Gubernaculum haben sich die Autoren über die Entstehung und weitere Entwickelung des Processus vaginalis einigen können. Camper lässt den Processus vaginalis, den er bereits für einen niedersteigenden Theil des Peritoneums ansieht, dadurch entstehen, dass der Hoden, der auf der Spitze des umgekehrten Bauchfellfortsatzes sitzt, den letzteren nach aussen umstülpt.

Aehnlich denkt sich Wrisberg die Bildung des Canales, nur lässt er das Gubernaculum sich erweitern, den Hoden aufnehmen und durch denselben umgekehrt werden.

In den Arbeiten von Paletta, Tuminati, J. Fr. Meckel und Oesterreicher wird dagegen die Entstehung des Processus vaginalis in der Weise erklärt, dass mit dem Beginne des Descensus das Bauchfell an der vorderen Seite des Gubernaculum eine Vertiefung bildet, die allmählich, je tiefer der Hoden herabtritt, zu einem Säckchen sich gestaltet, das dem Grunde des Scrotum entgegenwächst. Vor dem Descensus soll aber weder

[1] Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen.*

[2] E. H. Weber, Ueber den Descensus testiculorum beim Menschen und einigen Säugethieren. *Dies Archiv.* 1847.

eine Vertiefung, noch sonst eine Spur des Processus vaginalis vorhanden sein. — Rathke und Bischoff wollen selbst im Beginne des Descensus noch nichts von dem Processus vaginalis gefunden haben, der letztere soll vielmehr erst dann, wenn der Hoden an den Leistenring heranrückt, als eine Grube im Peritoneum entstehen, die der Hoden dann vor sich herschiebt und gleichsam nach dem Scrotum zu herabdrückt. Dem gegenüber behaupten Hunter, Seiler, Schreger[1] und Bürkner, dass sich bereits im dritten Monat an der Vorderseite des Gubernaculum die erste Andeutung des Processus vaginalis als eine kleine dellenförmige Einsenkung des Peritoneums vorfindet, die aber sich während der nächsten Monate nicht wesentlich vergrössert, sondern erst beim Beginne des Descensus tiefer wird und zwischen den Schenkeln des Bauchringes als ein Säckchen hervortritt, welches nun dem Hoden immer vorangeht.

Mit dieser Ansicht stimmt auch Kölliker in soweit überein, als er die erste Spur des Processus vaginalis im Anfange des dritten Monates als eine kleine Ausstülpung des Peritoneums gesehen haben will, doch behauptet er, dass dieselbe sich von da ab stetig und allmählich weiter und zu einem Säckchen entwickele, das beim Beginne des Descensus bereits bis auf den Grund des Hodensackes herabreiche.

Eine ähnliche Ansicht finden wir auch bereits bei Blumenbach und Vicq d'Azyr vertreten, doch lässt der Letztere das untere Ende des Gubernaculum in den von der Bauchhaut gebildeten Sack hinabsteigen.

Brugnoni will sogar bei allen, selbst viermonatlichen Foetus bereits einen mehr minder grossen, den Processus vaginalis darstellenden Sack gefunden haben. Auch Eichbaum[2] behauptet in neuester Zeit, dass während der Hoden seine Lage noch hoch oben im Abdomen und das Gubernaculum noch beinahe seine vollständige Länge habe, die Scheidenhäute (also auch der Processus vaginalis) bereits vollständig ausgebildet sein sollen.

Die über den Mechanismus des Descensus von den Autoren aufgestellten Ansichten, die sich auch vielfach widersprechen, lassen sich in drei Kategorien theilen. Die meisten Anhänger hat sich die zuerst von Camper aufgestellte Theorie erworben, nach welcher das Leitband beim Herabsteigen des Hodens sich verkürzt und wie der Finger eines Handschuhes umwendet, so dass die Gewebe des Gubernaculum nun den Hoden, aber in umgekehrter Reihenfolge umgeben. Während aber nach Camper, Wrisberg und Langenbeck durch die Umstülpung des Guber-

---

[1] Schreger, Ueber den Wasserbruch des Scheidencanales. *Abhandlungen der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen.* Frankfurt a. M. 1810.

[2] Eichbaum, Untersuchungen über den Descensus testiculorum. *Revue für Thierheilkunde.* Bd. VI. S. 1—3. — Referirt in der *Medicinal-Zeitung.* IV. Jahrgang. 1883. Nr. 37.

naculum die Tunica propria allein aus demselben sich bilden sollte, liessen Paletta, Hunter, Brugnoni entsprechend ihrer Ansicht über die Structur des Gubernaculum einerseits die Tunica propria aus dem Peritonealüberzuge, und andererseits den Cremaster aus den im Leitbande enthaltenen Muskelfasern entstehen. Tuminati war sodann der Erste, welcher den Ursprung der Tunica vaginalis communis aus dem Bindegewebe herleitete, welches er unter dem Bauchfell des Gubernaculum auf der Oberfläche des letzteren als die Fortsetzung der Fascia transversa vorfand.

Zu der Umstülpungstheorie haben sich von späteren Autoren noch Rathke, Sappey, sowie J. Fr. Meckel bekannt, auch E. H. Weber ist als Anhänger dieser Theorie zu bezeichnen, indem er den oberen muskulösen Theil der Blase, die das Gubernaculum darstellt, sich in den unteren nicht muskulösen Theil hinein- und umstülpen lässt.

Nach der zweiten Theorie, die von Seiler aufgestellt und von Oesterreicher „Entfaltungstheorie" genannt ist, wird das Leitband beim Descensus nicht umgestülpt, sondern mit dem Hoden zugleich herausgebildet, indem die Beiden das Gubernaculum einschliessenden Bauchfellplatten sich entfalten. — Denselben Mechanismus des Descensus finden wir in den Lehrbüchern von Burdach und Joh. Müller angegeben, während Bischoff es unentschieden lässt, ob das Gubernaculum sich umstülpt oder entfaltet. Dagegen zieht Bürkner zur Erklärung des Descensus beide Theorien heran, indem er das Gekröse des Hodens und Gubernaculum (mesorchium und mesorchiagogos) zur Bildung des Processus vaginalis, bez. der Tunica propria sich entfalten lässt, während die von der Bauchwand entspringenden Theile des Gubernaculum sich umbiegen, bez. umstülpen sollen. Endlich soll nach Bürkner der innerste Theil des Leitbandes, die Fortsetzung des Bindegewebes des Hodensackes beim Descensus in sich selbst zusammengedrückt werden und sich, wenn der Hoden ganz herabgestiegen ist, verkümmert als gallertiges Rudiment am Grunde der Tunica communis vorfinden. Mit dieser letzteren Annahme bekennt sich Bürkner gewissermaassen auch noch zu der jetzt zu erwähnenden dritten Theorie, die Oesterreicher zuerst aufgestellt und wenig passend Verkümmerungstheorie genannt hat. Ihr zufolge sollen die Hoden allein durch die Verkürzung des Gubernaculum, das aus einem röthlich gelben Stoff — ohne Muskelfasern — bestehen soll, in den Hodensack gelangen. In dem Maasse, in dem die Hoden herabtreten, verkümmere das Gubernaculum und verschwinde schliesslich ganz.

Während von den älteren Autoren allein Vicq d'Azyr im wesentlichen mit dieser Theorie übereinstimmt, haben sich derselben nach Oesterreicher noch E. H. Weber, sowie H. Meckel und Beck angeschlossen,

und in gewissem Sinne auch Cleland, indem auch er das Gubernaculum während und nach erfolgtem Descensus atrophiren und verschwinden lässt.

Endlich ist auch Kölliker hierher zu zählen, insofern er einerseits den Descensus wenigstens zum Theil durch Schrumpfung des Gubernaculum erfolgen und andererseits nur die von ihm beschriebene sogenannte innere Muskelhaut des Hodens zwischen Tunica communis und propria aus dem Gubernaculum entstehen lässt, im übrigen aber weder die Tunica communis noch den Musculus cremaster in irgend welche Beziehung zum Gubernaculum gebracht wissen will.

Auch in Betreff der letzten Ursache des Descensus finden wir bei den Autoren die widersprechendsten Ansichten vertreten. Während nämlich die Einen das Gubernaculum für dasjenige Gebilde halten, das einzig und allein den Descensus bewirkt, räumen Andere demselben nur eine untergeordnete Bedeutung ein, ja Einige sprechen ihm sogar jeden Einfluss auf den Descensus ab. Nach der Ansicht der Ersteren kommt die Ortsveränderung der Hoden dadurch zu Stande, dass das Gubernaculum sich verkürzt, bez. zusammenzieht und den Hoden in das Scrotum hinabbefördert. Während aber Brugnoni, J. Fr. Meckel, Heitzmann u. A. die Contraction den im Gubernaculum enthaltenen Muskelfasern zuschreiben, leugnen Paletta, Oesterreicher u. A. die Möglichkeit der Contraction seitens der zarten muskulösen Elemente und lassen die Verkürzung allein durch die Contraction der bindegewebigen Bestandtheile erfolgen, eine Contraction, die H. Meckel sehr treffend mit derjenigen verglichen hat, die junges Bindegewebe in Narben erleidet, also gleichbedeutend mit Schrumpfung ist. — Auch Cleland, Kölliker und Sappey halten die Schrumpfung des Gubernaculum für ein den Descensus beeinflussendes Moment, das aber nur von geringer Bedeutung sei und erst in Wirksamkeit trete, wenn die Hoden bis zum Leistenringe herabgerückt sind. Den Descensus bis hierher erklären die genannten Autoren durch die Wachsthumsdifferenz der über und unter dem Hoden gelegenen Theile, indem die ersteren schneller wachsen sollen als die letzteren. Die letztere Theorie hat zuerst E. H. Weber — nicht Cleland, wie ich in meiner ersten Arbeit irrthümlich angegeben habe — aufgestellt und zieht sie allein als Erklärung für den Descensus heran, während Eichbaum nach seinen in neuester Zeit angestellten Untersuchungen die Wachsthumsdifferenz für nebensächlich und die Verkürzung des Gubernaculum durch Schrumpfung für die alleinige Ursache des Descensus hält.

Burdach dagegen, welcher dem Gubernaculum nur die Rolle eines Führers der Hoden zuschreibt, sucht die Hauptursache des Descensus in der Verdrängung der Hoden durch die sich allmählich immer mehr ausdehnenden Baucheingeweide.

Aehnlich erklärt Paletta den Descensus der Hoden vom Leistenringe bis in den Grund des Scrotum, indem er denselben erst nach der Geburt und zwar theils durch den Druck der Baucheingeweide, theils durch die Spannung der Bauchmusculatur bei der Respiration und dem Schreien des Kindes erfolgen lässt. Den Descensus bis zum Leistenringe, der bereits vor der Geburt des Kindes statthabe, schreibt er dagegen allein der Contraction des centralen Bindegewebsstranges des Gubernaculum zu.

Ganz allein steht die Erklärung des Descensus von E. H. Weber, nach welcher einmal durch Resorption der Flüssigkeit, die das Gubernaculum — eine Blase — erfüllt, der Raum für das Herabtreten des Hodens geschaffen, und andererseits der Hoden selbst durch Contraction der im Gubernaculum enthaltenen Muskelfasern in das Scrotum hinab befördert werden sollte. Dabei sollte ausserdem noch der Liquor peritonei einigen Beistand leisten und den Hoden in den unteren Theil der Blase hinein drängen.

Seiler endlich, sowie Rosenmerkel,[1] Blumenbach und Follin[2] sprechen dem Gubernaculum jede Betheiligung an dem Descensus ab und suchen die eigentliche Ursache in den allgemeinen Evolutionsgesetzen der Natur — Vita propria! nach Blumenbach —, womit aber nichts erklärt wird.

Auf Vorschlag des Hrn. Prof. Schwalbe stellte ich im Frühjahr 1882 an über vierzig menschlichen Embryonen die auf den Descensus testiculorum und das Gubernaculum Hunteri bezüglichen Untersuchungen an, deren Resultate ich hier kurz mittheilen will.

Nach Kölliker's Darstellung rückt der Hoden, welcher an der vorderen und medialen Seite der Urniere entsteht, sobald die letztere zu schwinden anfängt, allmählich nach der Gegend des Leistenringes zu herab, so dass er gegen Ende des zweiten Monats an dem Ausführungsgange der Urniere, der zum Vas deferens wird, und zugleich in der Gegend des inneren Leistenringes zu liegen kommt. Von der Uebergangsstelle der Urniere in ihren Ausführungsgang geht schon während der grössten Entwickelung der ersteren eine „Falte des Bauchfelles“ zur Leistengegend herab, das Leistenband der Urniere, das nach dem Schwinden der letzteren und Tiefertreten der Hoden zum Leitband der Hoden, Gubernaculum Hunteri,

---

[1] F. Fr. Rosenmerkel, *Ueber die Radicalkur des in den Weichen liegenden Testikels bei nicht vollendetem Descensus desselben.* München 1826.

[2] Follin, Ueber fehlerhafte Lagerung und Atrophie des Hodens. *Arch. gen.* Paris 1851. Schmidt's *Jahrbücher*. Bd. 76.

wird, was gewöhnlich am Ende des zweiten, bez. Anfang des dritten Monats geschieht.

In diesem Stadium, mit welchem meine eigenen Untersuchungen beginnen, fand ich die Hoden (s. Fig. I, *h*), die von länglich runder Form 3 mm lang und 1·3 mm breit sind, etwa 1 mm von der Gegend des inneren Leistenringes entfernt; hinter ihnen, aber durch einen tiefen Einschnitt getrennt, als dünne und kaum 1 mm breite Leistchen, die Nebenhoden, die mit ihrem unteren Ende den Hoden etwas überragen und in das Vas deferens (v. d.) übergehen. Das letztere verläuft in fast horizontaler Richtung zur hinteren Seite der Blase (Fig. 1, v. u.). Von der Stelle, an welcher das Vas deferens aus dem Nebenhoden entspringt, zieht das Gubernaculum Hunteri (*g*), das mit dem Hoden noch in keinem directen Zusammenhange steht, als ein dünnes fadenförmiges Gebilde von etwa 1 mm Länge und 0·5 mm Breite zur Gegend des inneren Leistenringes in fast verticaler Richtung herab. An der Stelle, an welcher es in die Bauchwand eintritt, findet sich vor demselben eine ganz kleine oberflächliche Delle, die erste Andeutung des Processus vaginalis.

Befestigt werden Hoden und Nebenhoden, sowie das Gubernaculum in der Unterleibshöhle durch das Bauchfell. Dasselbe überzieht den Hoden ganz und geht von ihm auf den Nebenhoden über, dessen hintere Fläche es aber frei lässt, indem die beiden den Nebenhoden bedeckenden Platten des Bauchfelles an der hinteren Seite desselben ein kurzes Gekröse bilden, um dann in das Peritoneum der hinteren Leibeswand überzugehen. In dem Gekröse treten die Vasa spermatica, die von der Gegend der Niere in fast verticaler Richtung herabsteigen, zur hinteren Seite des Hoden und Nebenhoden. Nach unten geht das Peritoneum von dem Nebenhoden auf das Gubernaculum und Vas deferens über, überzieht das letztere aber nur an der vorderen Seite, das erstere dagegen vorne und seitlich, bildet aber kein Gekröse, vielmehr liegt die hintere Fläche des Gubernaculum direct der hinteren Leibeswand auf. An dem unteren Ende des Gubernaculum bildet das Peritoneum die oben erwähnte kleine Einsenkung und geht dann auf die vordere Bauchwand über. — Diesen Befund ergab die Untersuchung von vier männlichen Foetus aus der neunten bis elften Woche.

Gegen Ende des dritten und im Anfange des vierten Monates rücken die Hoden noch mehr herab und an die Gegend des Leistenringes heran. Bei einem Foetus aus der 14. bis 15. Woche (s. Fig. 2) fand ich die Hoden, die etwa 4 mm lang und 2 mm breit waren, ganz dicht dem Leistenringe anliegend, so dass erst nach einem leisen Anziehen derselben nach oben das ganz dünne und etwa $^1/_2$ mm lange Gubernaculum zum Vorschein kam. Durch diese tiefe Lage der Hoden hat sich wahrscheinlich Brugnoni zu seiner Behauptung verleiten lassen,

dass mitunter schon bei ein- bis zweimonatlichem Foetus der Descensus erfolgt sei.

Ein Zusammenhang des Gubernaculum mit dem Hoden, wie ihn die meisten Autoren angenommen haben, ist auch jetzt noch nicht vorhanden. Das Gekröse der Hoden ist etwas länger geworden und die Hoden deshalb etwas beweglicher, dagegen ist die Beweglichkeit des Hoden gegen den Nebenhoden geringer, die Verbindung zwischen beiden eine etwas innigere geworden. An dem unteren Ende des Gubernaculum bildet das Peritoneum auch hier wieder eine kleine Einsenkung von etwa $^1/_2$ mm Tiefe. — Das Gubernaculum lässt sich nur bis zur Gegend des äusseren Leistenringes deutlich verfolgen, von da ab ist weder ein Faserbündel noch sonst eine Fortsetzung desselben nach dem Hodensacke nachzuweisen. Am allerwenigsten aber ist ein circumscripter Strang vorhanden, wie Bürkner ihn beschrieben und gezeichnet hat (s. daselbst Taf. I, Fig. 1), der mit breiter Basis im Grunde des Hodensackes entspringen und sich nach dem Leistenringe hin conisch zuspitzen sollte. — In dem Hodensacke habe ich in allen Fällen nur ganz lockeres Bindegewebe gefunden.

In der folgenden Zeit entfernen sich die Hoden allmählich wieder von der Gegend des Leistenringes und rücken nach oben in das Abdomen hinein.

Dem entsprechend nimmt auch das Gubernaculum sowohl an Länge wie an Dicke zu und steht auch bereits mit dem unteren Ende des Hodens in Verbindung (s. Fig. 3), indem von dem oberen Ende des Gubernaculum (*g*) Fasern theils vor, zum grösseren Theile aber hinter dem Vas deferens (v. d.) zum Hoden emporsteigen, so dass das Vas deferens nun über die vordere Fläche des Gubernaculum, resp. durch dasselbe hindurch verläuft. Auf dieses Verhältniss des Vas deferens zum Gubernaculum hat noch keiner der oben erwähnten Autoren hingewiesen, nur Rathke giebt den Verlauf des Vas deferens bei einem Säugethierembryo ähnlich an, wie ich ihn gefunden, während Bürkner das Vas deferens beim Menschen von dem unteren Ende des Nebenhoden direct nach unten neben dem Gubernaculum und an der inneren Seite desselben zur Blase herab verlaufen lässt, ohne dass das Gubernaculum von demselben auch nur berührt wird. —

Die Länge des Gubernaculum bei sieben von mir aus dieser Zeit (13. bis 16. Woche) untersuchten Foetus schwankte zwischen 1 und 3 mm, die Breite zwischen $^1/_2$ und 1 mm. Der Processus vaginalis ist etwas tiefer geworden, doch lässt sich die Delle bei starkem Anziehen des Gubernaculum noch ausgleichen. Praeparirt man von der Gegend des äusseren Leistenringes die Haut- und Fascia superficialis vorsichtig ab, so kommt darunter

die Aponeurose des Musculus obliquus externus zum Vorschein, die im Bereiche des äusseren Leistenringes ganz dünn und durchscheinend, aber nirgend durchbohrt oder unterbrochen ist. Durch dieselbe hindurch wird im Leistencanal eine rundliche, weissliche Masse sichtbar, die als die Fortsetzung des Gubernaculum anzusehen ist, sich aber über den äusseren Leistenring nach unten nicht weiter verfolgen lässt. Zieht man an dem Hoden das Gubernaculum nach oben an, so wird die Gegend des äusseren Leistenringes mit dem Gubernaculum etwas in die Höhe und trichterförmig einwärts gezogen, während der Hodensack dem Zuge gar nicht folgt, ein Beweis, dass das Gubernaculum nicht mit dem Grunde des Scrotum, wohl aber mit den Bauchdecken innig zusammenhängt.

Am Ende des vierten bez. Anfang des fünften Monats finden wir so ziemlich dieselben Verhältnisse, nur Hoden und Gubernaculum haben sich etwas vergrössert. Die Hoden sind $5^1/_2$ ^{mm} lang und $3^1/_2$ ^{mm} breit. Die Nebenhoden sind auch etwas grösser als vorher, überragen aber noch nicht den Hoden. Das Gekröse des Hoden hat gleichfalls an Länge zugenommen und auch der obere Theil des Gubernaculum besitzt jetzt ein Gekröse, Mesorchiagogos nach Seiler, das nach oben in das Mesorchium des Hodens übergeht. Das Gubernaculum etwa 3^{mm} lang und oben fast 2, unten an der Eintrittsstelle in die Bauchwand circa 1^{mm} breit, hängt innig mit dem unteren Ende des Hodens zusammen, während das Vas deferens durch das Gubernaculum hindurch von unten aussen, nach oben innen in einem Bogen zur Blase verläuft. Der Processus vaginalis ist cca. 1^{mm} tief und reicht etwa bis zum Musculus obliquus internus nach aussen. Entfernt man von der Gegend des äusseren Leistenringes vorsichtig die Haut und Fascia superficialis und schlägt auch die Aponeurose des Obliquus externus nach unten zurück, so tritt aus dem äusseren Leistenringe ein dünnes weissliches Faserbündel hervor, das von oben aussen nach unten innen verläuft und nach unten zu allmählich dünner werdend sich in der Aponeurose des Musculus obliquus externus etwa 2^{mm} unterhalb des äusseren Leistenringes und zum Theil in der Gegend des Tuberculum pubicum inserirt. Trennt man die Bauchdecken parallel dem Gubernaculum und diesem Faserbündel bis auf das letztere durch, so sieht man deutlich, wie dieses Bündel nach oben sich in das Gubernaculum fortsetzt und bei seinem Verlaufe durch die Bauchdecken von den letzteren Fasern zur Bildung des Gubernaculum erhält. Doch lassen sich die einzelnen Schichten noch nicht deutlich sondern und erkennen.

Während des fünften Monats nehmen Hoden und Gubernaculum noch an Grösse zu, auch das Mesorchium und Mesorchiagogos werden länger. An dem äusseren Leistenringe bleiben die Verhältnisse

dieselben, wie ich sie für den Anfang des fünften Monats beschrieben habe; auch der Processus vaginalis hat sich nicht wesentlich verändert.

Im sechsten Monat aber bis gegen Ende desselben nimmt, was ich im Gegensatze zu Seiler, Oesterreicher und Kölliker constatiren will, das Leitband sowohl an Länge wie an Dicke erheblich zu und hat um die Mitte, bez. am Ende des sechsten Monats seine grösste Ausbildung erlangt. Seine Länge schwankt in dieser Zeit zwischen 3 und 8^{mm}, seine Breite etwas unterhalb der Hoden zwischen 2 und 4^{mm}. Es hat jetzt (s. Fig. 4) eine kegelförmige Gestalt, mit der Basis nach oben, der Spitze nach unten gegen den Leistenring gerichtet. Auch Hoden und Nebenhoden sind noch grösser als vorher, die letzteren überragen mit ihrem oberen Ende etwas die ersteren und sind an ihrem unteren Ende deutlich geschlängelt, und noch mehr das Vas deferens. Das Mesorchium erscheint als eine dreieckige, im Bereiche des Hodens 5—8^{mm} breite Falte, in deren oberem Rande die Vasa spermatica verlaufen, während die Spitze der Falte bis zum unteren Ende des Gubernaculum herabgeht, sodass also jetzt das ganze im Abdomen gelegene Gubernaculum ein Gekröse hat. Am unteren Ende des Gubernaculum setzt sich das Peritoneum in den Processus vaginalis (*pr. v.*) hinein fort, der von oben aussen nach unten innen verläuft und etwa 3—3$^1/_2$^{mm} tief ist, also verhältnissmässig noch nicht tiefer, als im vierten und fünften Monat, indem er auch jetzt nur bis zum inneren Rande des Musculus obliquus internus nach aussen sich erstreckt. Seine Oeffnung nach der Unterleibshöhle ist jetzt so weit, dass eine dünne Sonde leicht hineingeschoben werden kann. —

Aus dem äusseren Leistenringe (s. Fig. 5) tritt ein dem oben S. 321 beschriebenen ganz analoges Faserbündel (*f*) heraus, das sich etwas unterhalb des äusseren Leistenringes theils in der Aponeurose des Musculus obliquus externus (*m*), theils nach der Symphyse zu in der Gegend des Tuberculum pubicum inserirt. Seine Länge beträgt etwa 3^{mm}, seine Breite im äusseren Leistenringe 2^{mm}. Löst man nun von der hinteren Fläche der vorderen Bauchwand und vom Gubernaculum das Peritoneum ab und zieht das Gubernaculum an dem Faserbündel im äusseren Leistenringe etwas herab, so sieht man deutlich, wie ein Muskelbündel vom Obliquus internus mit dem oben beschriebenen Faserbündel zur Bildung des Gubernaculum sich vereinigt und nach oben steigt. — Der untere der Bauchwand zunächst gelegene Theil des Gubernaculum hat eine etwas dunklere, bräunliche Farbe, während der obere, zwischen Vas deferens und Hoden gelegene Theil beinahe ganz weiss erscheint, worauf bereits Seiler aufmerksam gemacht hat, der diesen Theil des Gubernaculum als eine gallertige Masse von kugeliger oder eirunder Form beschreibt, auf der der

Hoden aufsitzt. — Oesterreicher dagegen bestreitet das Vorhandensein dieser Masse am Gubernaculum und erklärt die hellere Farbe durch eine ungenügende und ungleichmässige Einwirkung des Alcohols auf die in der Bauchhöhle gelegenen Organe, ein Einwand, der wohl nicht mehr widerlegt zu werden braucht.

Um aber über die Structur und histologische Zusammensetzung des Gubernaculum vollständig in's Klare zu kommen, wurde das letztere von mehreren gut erhaltenen Foetus aus der Mitte resp. Ende des sechsten Monats bis zum inneren Leistenringe herausgenommen und in Alcohol gehärtet, darauf in Alauncarmin gefärbt und nach der Methode von Gaule in Paraffin eingebettet und mittelst eines Seitz'schen Mikrotoms, theils in Längsschnitte, theils in Querschnitte zerlegt. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Querschnitte ergab sich, dass die Oberfläche des Gubernaculum abgesehen von dem Peritoneum unter demselben von einer ganz dünnen bindegewebigen Schicht ohne bestimmte Anordnung als Andeutung der Fascia transversa überzogen wird; unter dieser liegt ein dunkler bräunlich gefärbter Mantel, der das ganze Gubernaculum rund herum umgiebt und bei stärkerer Vergrösserung aus Bindegewebszügen und Bündeln quergestreifter Muskelfasern zusammengesetzt erscheint.[1] Die letzteren sind im unteren Theil des Gubernaculum meist quer, nach oben zu aber wegen ihres stark geschlängelten Verlaufs mehr oder weniger schräg, selten quer durchschnitten. Das Innere des Mantels wird von einem lockeren Bindegewebe erfüllt, in welchem sich auch Querschnitte mehrerer Gefässe finden. In dem oberen makroskopisch heller gefärbten Theil des Gubernaculum lassen sich dagegen keine Muskelfasern nachweisen, sondern nur dasselbe lockere Bindegewebe, das auch die Axe des unteren Theiles des Gubernaculum ausmacht, umgeben von den Faserzügen der Fascia transversa und vom Peritoneum.

Noch übersichtlicher lässt sich die Zusammensetzung des Gubernaculum auf Längsschnitten erkennen. Hier sieht man deutlich, wie der Muskelmantel, der am unteren Ende des Gubernaculum nahezu die halbe Dicke desselben ausmacht, nach oben zu allmählich dünner wird und bis nahe an das Vas deferens, sicher aber bis über die Mitte des Gubernaculum hinaufreicht, während Seiler die Muskelfasern nur bis zur Mitte des Gubernaculum aufwärts steigen lässt. Das Innere des Leitbandes, sowie der obere Theil desselben zeigt auch auf dem Längsschnitt das lockere Bindegewebe mit mehreren Gefässdurchschnitten und theils Quer-, theils Schrägschnitten des Vas deferens, das durch den oberen Theil des Gubernaculum hindurchzieht.

[1] Eichbaum lässt das Gubernaculum des Füllen aus organischen Fasern bestehen; für den Menschen trifft dieses wie oben gesagt, nicht zu.



Das Gubernaculum des Menschen hat somit dieselbe Zusammensetzung wie das der Nagethiere, wenn während der Begattungszeit die Hoden derselben in die Bauchhöhle zurückgetreten sind. Auch hier finden wir unter dem Peritonealüberzuge und der Fascia transversa einen aus Muskelfasern gebildeten dichten Mantel, der das ganze Gubernaculum umgiebt und auch nicht hohl, wie bisweilen angegeben wird, sondern mit ganz lockerem Bindegewebe erfüllt ist. In diesem letzteren verläuft der Nervus spermaticus externus zu der Musculatur des Gubernaculum, die bei diesen Thieren bekanntlich den Cremaster darstellt. Es lag nun die Vermuthung nahe, dass auch beim Menschen die Musculatur des Gubernaculum der praeformirte Cremaster sei oder wenigstens zur Bildung desselben beitrage. Dann musste aber auch der den Cremaster versorgende Nerv nicht in den Hodensack, sondern zu dem Muskelmantel des Gubernaculum emporsteigen. — Bei einem gut erhaltenen Foetus aus der Mitte des achten Monats, bei welchem der Descensus noch nicht begonnen hatte und dessen Gubernaculum beiderseits sehr kräftig entwickelt und 9^{mm} lang war, praeparirte ich den Plexus lumbalis frei und verfolgte dann den Nervus genito-cruralis (s. Fig. 6 *c*), der an der Innenseite des Musculus psoas und nach aussen von den grossen Gefässen (*i*) verläuft und sich in den Nervus lumbo-inguinalis (*l*) und Spermaticus externus (*sp. e.*) theilt, weiter nach unten bis zur Gegend des inneren Leistenringes. Etwas nach aussen von diesem theilte sich der Nervus spermaticus externus in zwei Aeste, von denen der eine (*e*) zur Arteria cruralis gerade nach unten zum Oberschenkel verlief, während der andere sich nach innen und oben zur hinteren und äusseren Seite des Gubernaculum (*g*) wandte. In dem letzteren konnte ich ihn, indem ich das Peritoneum vorsichtig abpraeparirte, deutlich bis über die Mitte hinaus nach oben verfolgen, wo er sich zu theilen schien. Um aber ganz sicher zu sein, dass ich wirklich den Nerven praeparirt hatte, unterwarf ich denselben einer mikroskopischen Untersuchung, die den makroskopischen Befund vollkommen bestätigte, indem sich das fragliche Gebilde als aus Nervenfasern bestehend erwies. Damit aber ist der unumstössliche Beweis geliefert, dass die Musculatur des Gubernaculum zur Bildung des Cremaster bestimmt ist. Dieselbe Praeparation habe ich dann noch bei fünf anderen Foetus aus dem sechsten und siebenten Monat ausgeführt.

Um endlich auch den Zusammenhang des Gubernaculum mit der Bauchwand genauer festzustellen, machte ich Längsschnitte durch Hoden, Gubernaculum und die Stelle der Bauchwand,[1] an welcher das

[1] Es wurde zu diesem Zwecke das Gubernaculum mit den Bauchdecken und dem Hodensacke zugleich herausgenommen, gehärtet und gefärbt und in Paraffin eingebettet.

Gubernaculum in dieselbe eintritt, und konnte an einzelnen Stellen schon bei schwacher Vergrösserung den directen Uebergang der Muskelfasern des Gubernaculum in die der Bauchwand nachweisen. Das lockere Bindegewebe der Axe des Gubernaculum erstreckte sich über den äusseren Leistenring hinaus nach dem Scrotum hin, während der Processus vaginalis nur bis zu der Stelle herabreichte, an welcher die Muskelfasern der Bauchwand sich in das Gubernaculum umschlugen. Zugleich liess sich mit Sicherheit constatiren, dass die Einsenkung an der vorderen Seite des Gubernaculum (der Proc. vag.) von dem Bauchfell selbst gebildet, bez. ausgekleidet wurde und nicht von der Fascia transversa, wie Beck es annimmt, der zu dieser Zeit das Peritoneum noch glatt über den inneren Leistenring hinweggehen lässt. Erst beim Descensus sollte nach Beck auch das Peritoneum durch den Zug, den die Fascia transversa in der Gegend des inneren Leistenringes auf das erstere ausübt, in die sackförmige Ausstülpung hinein und nach dem Hodensacke zu ausgezogen werden; eine Ansicht, die durch meine Untersuchungen als durchaus unrichtig erwiesen ist.

Am Ende des sechsten bez. Anfang des siebenten Monats, wenn, wie ich oben gezeigt, das Gubernaculum seine grösste Ausbildung erlangt hat, beginnt der Descensus. Die Hoden, die vorher 5—8^{mm} vom Leistenring entfernt waren, nähern sich demselben etwas und das Gubernaculum wird dementsprechend im Abdomen kürzer. Das Vas deferens verläuft nicht mehr von oben aussen nach unten innen, sondern mehr horizontal. Auch der Processus vaginalis ist etwas tiefer, und die in denselben eingeschobene Sonde dringt etwa bis zur Aponeurose des Musculus obliquus externus vor. Sonst sind am äusseren Leistenringe keine wesentlichen Veränderungen eingetreten.

Allmählich rücken nun die Hoden noch tiefer herab und bis nahe an die Gegend des inneren Leistenringes heran, sodass von dem Gubernaculum jetzt nur noch ein ganz kurzes Stück im Abdomen sichtbar ist. Das Gekröse des Hodens, noch mehr aber das des Gubernaculum hat deutlich an Länge eingebüsst und das Vas deferens kommt bereits stark geschlängelt aus dem Leistencanale heraus. Der Processus vaginalis, an dessen Oeffnung der Hoden mit seinem unteren Ende beinahe schon aufliegt, ist weiter geworden und tiefer herabgetreten. Er kommt aus dem äusseren Leistenringe (s. Fig. 7, *A*) zwischen den Schenkeln desselben und bedeckt von der Aponeurose des Musculus obliquus externus als ein hohles cylindrisches Gebilde hervor, von etwa 6^{mm} Länge und 4^{mm} Breite und reicht ungefähr bis zu der Stelle herab, an welcher sich im früheren Stadium das aus dem äusseren Leistenringe als Fortsetzung des Gubernaculum heraustretende Faserbündel zu inseriren schien. Schlägt man die Aponeu-

rose (*m*) des Musculus obliquus externus, die innig mit dem Säckchen zusammenhängt, nach unten zurück, so bemerkt man an dem unteren Ende des letzteren einzelne dünne Fasern (*f*), die nach kurzem Verlauf sich in der Fascia zu inseriren scheinen und die als der Rest des oben erwähnten Faserbündels anzusehen sind. Dagegen muss ich in Abrede stellen, dass wie Oesterreicher und Bürkner behaupten, von dem unteren Ende des Säckchens an abwärts in den Grund des Hodensackes die eigentliche Substanz des Leitbandes verläuft, ich habe trotz vorsichtigster Praeparation niemals etwas davon auffinden können. Die Wand des Säckchens lässt nach Entfernung der Aponeurose des Musculus obliquus externus schon makroskopisch deutlich Muskelsubstanz erkennen.

Schneidet man die vordere Wand des Säckchens auf (s. Fig. 7, *B*), so sieht man einerseits deutlich, wie das Bauchfell das Innere des Säckchens überall bis zum Grunde auskleidet, und zugleich gewahrt man andererseits in der hinteren Wand desselben, aber etwa $1^{1}/_{2}{}^{mm}$ in das Lumen des Säckchens hinein und nach vorne hervorragend das Gubernaculum (*g*), das, vom Peritoneum bedeckt, sich vom unteren Ende des Hodens und Nebenhodens nach unten und etwas über das untere Ende des Processus vaginalis hinaus erstreckt und die untere Wand des Sackes bildet. Von einem Gekröse des Leitbandes an dem im Processus vaginalis gelegenen Theile desselben ist jetzt nichts mehr vorhanden. Das Gubernaculum ist vom unteren Ende des Hodens bis zum unteren Ende des Säckchens gemessen noch cca. 12^{mm} lang, die Entfernung vom unteren Ende des Gubernaculum bis zum Grunde des Hodensackes beträgt ebenfalls etwa 12^{mm}. — Das Gubernaculum des rechten Hodens (bei demselben Foetus, leider nicht gezeichnet), der wegen abnormer Kürze des Vas deferens noch nicht herabgestiegen war, hatte von seinem oberen Ende bis zu seiner Insertion in der Aponeurose gleichfalls eine Länge von circa 12^{mm}; eine Verkürzung des Gubernaculum des linken Hodens, der seinen Descensus bereits begonnen hat, hat also nicht stattgefunden, was ich im Gegensatze zu Seiler und Kölliker hier hervorheben möchte.

In der ersten Hälfte des siebenten Monats treten die Hoden dann gewöhnlich in den Leistencanal hinein und dem entsprechend rückt auch der den Processus vaginalis bildende Sack tiefer herab (s. Fig. 8, *A*, und *B*, linke Seite). Sein unteres Ende ist rundlich und glatt und zeigt keine Fortsetzung nach unten; auch das von Seiler beschriebene röthliche Gewebe, das mit dem Bindegewebe des Hodensackes in Verbindung stehen soll, habe ich nicht finden können. In dem Inneren des Sackes sind die Verhältnisse dieselben, wie ich sie vorher beschrieben habe, doch ist das Gubernaculum (s. Fig. 8, *B*, *g* linke Seite) jetzt etwas kürzer geworden und sein oberes Ende scheint ausserdem etwas in die Länge gezogen zu

sein, sodass die Stelle, durch die das Vas deferens hindurchgeht, tiefer herabgerückt und etwa 3^mm vom unteren Ende des Hodens entfernt ist. Der Processus vaginalis ist auf der Vorderseite am tiefsten und wird nach den Seiten zu flacher. Den Boden desselben bildet das untere Ende des Gubernaculum (s. Fig. 8, *B*, *k*), das in die Wand des Processus vaginalis überzugehen scheint.

Bei Bürkner dagegen, der den Descensus ungefähr aus derselben Zeit auf Taf. I, Fig. 3 dargestellt hat, sehen wir zwar den Hoden am Eingange des Processus vaginalis liegen, aber weder in dem letzteren, noch sonst irgendwo eine Spur des abdominalen Theiles des Gubernaculum; auch lässt sich aus der Zeichnung nicht ersehen, was aus dem Gubernaculum geworden ist, am allerwenigsten aber, dass es sich, wie man nach der Beschreibung Bürkner's zu erwarten berechtigt ist, umgestülpt hat. Der scrotale Theil des Gubernaculum, dessen Vorhandensein von mir bereits oben in Abrede gestellt ist, findet sich in Bürkner's Abbildung (Fig. 3) als ein breiter und fester Strang markirt.

In der folgenden Zeit rücken die Hoden durch den Leistencanal hindurch und in die Gegend unterhalb des äussern Leistenringes (s. Fig. 8 A u. B, rechte Seite und Fig. 9, linke Seite). Der Leistencanal zeigt dann eine weite Oeffnung, aus der das stark geschlängelte Vas deferens heraus und in die Bauchhöhle tritt und nach innen und oben zur hintern Seite der Blase zieht. Der Processus vaginalis ist bedeutend tiefer als vorher und nur noch 6—7^mm vom Grunde des Hodensackes entfernt. Er hat eine etwas unregelmässige Gestalt, indem er in der Mitte breiter ist als an seinem obern Ende und nach unten zu sich wieder verschmälert (s. *pr. v.* in Fig. 8 A rechte und Fig. 9 A linke Seite). An dem äussern Leistenringe gehen die Aponeurose des Musc. obl. extr. und einzelne Muskelfasern vom M. obl. intern. und transversus in die Wand des Sackes über. Diese Muskelfasern sind aber dieselben, vielleicht nur etwas verstärkt, die vorher zum Gubernaculum emporstiegen und die von ihrem Ursprunge in der Nähe des äussern Leistenringes auf die äussere Fläche des Processus vaginalis bis zu dessen unterem Ende übergehen und hier nach dem Reste des Gubernaculum in die Höhe steigen. — Das untere Ende des Bauchfellfortsatzes endigt ganz frei mit einer abgerundeten stumpfen Spitze und ist mit der Fascia superficialis (*f. s.*), die nach unten zu entsprechend der Form des Säckchens ausgebuchtet ist, nur durch lockeres Bindegewebe verbunden und leicht zu isoliren. Die Darstellung Bürkner's auf Taf. I, Fig. IV, nach welcher das untere Ende des Säckchens fest mit der Fascia superficialis durch ein Rudiment des Gubernaculum verbunden sein soll, entspricht durchaus nicht dem anatomischen Befunde. — Schneidet man die vordere Wand des Säckchens auf (s. Fig. 8 B rechte

Seite und Fig. 9 B), so findet man an der Stelle, an welcher das Säckchen von aussen gesehen am breitesten war, Hoden und Nebenhoden mit ihrem untern Ende auf dem Gubernaculum aufsitzend, dessen gegen den Grund des Processus vaginalis gerichtetes unteres Ende in die Wand des letzteren überzugehen scheint (s. Fig. 8 B rechte Seite und Fig. 9 B). An einigen gut erhaltenen Foetus liess sich dieses schon makroskopisch deutlich erkennen, auf einem durch das Gubernaculum und den Grund des Processus vaginalis geführten Längsschnitt aber konnte mit dem Mikroskop der Uebergang der Gewebe, besonders der Muskelfasern des Leitbandes in die Wand des Processus vaginalis mit Sicherheit nachgewiesen werden. Ich muss daher die in neuester Zeit von Eichbaum aufgestellte Behauptung, dass das Gubernaculum zwar mit dem Grunde des Processus vaginalis, aber nicht mit dem Musculus cremaster in Verbindung stehe, als irrthümlich bezeichnen. — Das Gubernaculum ist (Fig. 9 B) nur noch 6 mm lang, aber auch nur 2 mm breit, es ist also kürzer geworden, ohne, wie die meisten Autoren behaupten, an Breite oder Dicke zugenommen zu haben. Das Gekröse des Hodens sowohl, wie das des Gubernaculum ist vollständig verschwunden.

Auf der rechten Seite liegt bei demselben Foetus, dessen linke Seite ich eben beschrieben habe (s. Fig. 9 A) der Hoden (*h*) noch oben in der Bauchhöhle, etwa 6 mm vom innern Leistenring entfernt. Das Gubernaculum (*g*) vom untern Ende des Hodens bis zum innern Leistenringe gemessen, hat noch eine Länge von 6 mm und ist oben 4, unten 2 mm breit. Aus dem äussern Leistenringe tritt das schon mehrfach beschriebene, die Fortsetzung des Gubernaculum bildende Faserbündel (*f*) heraus, das sich in der Aponeurose des Musc. obl. extern. (*m*) und am Tuberculum pubicum inserirt.

Während nun in dem weiteren Verlaufe des Descensus der Processus vaginalis dem Grunde des Hodensackes immer näher rückt, verkürzt sich auch das Gubernaculum mehr und mehr und zwar in demselben Verhältniss, in welchem der Processus vaginalis an Länge zunimmt; so dass sich gegen Ende des Descensus (s. Fig. 10) in dem Grunde des Processus vaginalis von dem Gubernaculum nur noch ein ganz kurzer breiter Zapfen (*g*) vorfindet, auf dem Hoden und Nebenhoden aufsitzen, der aber an Grösse dem Hoden und Nebenhoden zusammengenommen nie gleichkommt, wie Oesterreicher es behauptet hat. Denn bei einem Foetus aus der Mitte des achten Monats (s. Fig. 6) war das Gubernaculum beiderseits nur 3½ mm lang und etwas über 2 mm breit, während Hoden und Nebenhoden gegen 9 mm lang und 5 mm breit waren. — Diesen Rest des Gubernaculum hat Meckel als eine Anhäufung schleimiger Substanz beschrieben, die sich selbständig vom Grunde des Bauchfellsackes erheben, mit dem Gubernaculum aber nichts zu thun haben sollte, ein Be-

weis, dass Meckel den Descensus nicht von Anfang an beobachtet hat. — Seiler erkannte zwar in dieser Masse ganz richtig das obere Ende des Gubernaculum, doch geht aus seiner Darstellung des Descensus durchaus nicht hervor, auf welche Weise die gallertartige Masse des Gubernaculum dorthin gelangt ist.

Sobald der Descensus vollendet ist, finden wir die Hoden etwas schräge von vorne und oben nach hinten und unten gerichtet in dem Grunde des Processus vaginalis, und an ihrem untern Ende als letzten Rest des Gubernaculum eine ganz kleine Bindegewebsanhäufung, die später auch verschwindet, bei der Geburt aber noch vorhanden ist. An dieser Stelle liegen beim Erwachsenen die Tunica vaginalis propria und communis sowohl dem Hoden, wie einander fest an, während sie an anderen Stellen sich mehr minder leicht von einander trennen lassen.

Die von mir angestellten Untersuchungen haben also folgende Resultate ergeben, die ich noch einmal kurz resümiren will. Das Gubernaculum Hunteri hängt bis Ende des dritten bez. Anfang des vierten Monats nur mit dem Vas deferens zusammen und geht als ein kurzes fadenförmiges Gebilde zur Gegend des innern Leistenringes. Es steht mit den Bauchdecken in inniger Verbindung, lässt sich aber über den äussern Leistenring hinaus noch nicht weiter verfolgen. Der Hodensack ist bis zum Descensus mit lockerem Bindegewebe angefüllt. — Von dem Orte seiner Entstehung an der medialen Seite der Urniere rückt der Hoden bis zum dritten Monat nach dem Leistenringe zu herab und liegt am Ende dieses Monats der Gegend des innern Leistenringes dicht an (Fig. 2). In der folgenden Zeit aber, wahrscheinlich in Folge der stärkern Entwickelung des Gubernaculum bez. des Darmbeins (Bürkner) steigt er wieder in die Höhe, um am Ende des sechsten, bez. Anfang des siebenten Monats den zweiten und eigentlichen Descensus zu beginnen.

Im Anfange des vierten Monats zieht das Gubernaculum schon deutlich bis zum untern Ende des Hodens hinauf (Fig. 3) und nimmt während des vierten und fünften und bis zum Ende des sechsten Monats sowohl an Länge, wie an Breite und Dicke erheblich zu (Fig. 4). Es entspringt (s. Fig. 5) etwas unterhalb des äussern Leistenringes von der Aponeurose des Musculus obliquus externus und der Gegend des Tuberculum pubis mit einem Bündel fester Bindegewebsfasern, die in den äussern Leistenring treten und in der Peripherie des Gubernaculum zum Hoden hinauf gehen. Ihnen gesellt sich ein Bündel quergestreifter Muskelfasern vom Obliquus internus und transversus zu, das sich ebenfalls in der Peripherie des Gubernaculum und nach oben bis nahe an das Vas deferens heran ausbreitet und vom Nervus spermaticus externus (s. Fig. 6) innervirt wird, der zum Gubernaculum emporsteigt. In der Axe des Gubernaculum

finden wir ganz lockeres Bindegewebe, das sich vom äussern Leistenringe bis zum Hoden hinauf verfolgen lässt und den zwischen Hoden und Vas deferens gelegenen Theil des Gubernaculum fast ausschliesslich bildet. Ausserdem wird das Gubernaculum von der Fascia transversa und dem Peritoneum umgeben.

Am Ende des sechsten bez. Anfang des siebenten Monats erfolgt dann der Descensus, wenigstens bei den meisten der von mir aus dieser Zeit untersuchten Foetus. Bei einigen jedoch fand ich auch noch Mitte des siebenten Monats die Hoden oben in der Bauchhöhle und bei einem sehr kräftig entwickelten Foetus aus der Mitte des achten Monats war das Gubernaculum beiderseits sogar noch 9 mm lang. Die letzteren Vorkommnisse sind aber nur als Ausnahmen anzusehen und auf Grund der sonstigen Befunde der Beginn des Descensus in das Ende des sechsten bez. Anfang des siebenten Monats zu verlegen, während im Anfange des achten die Hoden schon durch den äussern Leistenring getreten und am Ende des achten bez. Anfang des neunten Monats auf dem Grunde des Scrotum angelangt sind. — Doch fand ich in keinem Falle beide Hoden gleichzeitig und gleichmässig herabgestiegen, sondern in fast allen Fällen, in welchen der Descensus begonnen hatte, war der linke Hoden zuerst tiefer getreten und entweder an oder schon in dem Leistencanale, während der rechte Hoden in einigen Fällen noch gar nicht, in andern nur wenig tiefer gegangen war. Nur bei einem der von mir untersuchten Foetus (s. Fig. 8 A u. B) war der rechte Hoden früher herabgetreten als der linke. Eine Erklärung dieser Ungleichmässigkeit ist schwer zu geben, doch glaube ich, dass die mit Meconium stark ausgedehnte Schlinge der Flexura sigmoidea die den Hoden gleichsam verdrängt, an dem früheren Descensus des linken Hodens einigen Antheil hat, wenigstens habe ich in den meisten der hierher gehörigen Fälle die Flexura sigmoidea sehr ausgedehnt gefunden, und auch bei mehreren Foetus aus früheren Monaten eine Verdrängung des linken Hodens nach unten durch dieselbe Ursache constatiren können, sodass in den letzteren Fällen das Gubernaculum stark zusammengedrückt und gefaltet war. Andererseits habe ich bei einem Foetus aus dem Ende des sechsten Monats, bei welchem der Descensus auf der linken Seite bereits begonnen hatte, einen Grund für das Zurückbleiben des rechten Hodens im Abdomen darin gefunden, dass das rechte Vas deferens stark verkürzt und nur halb so lang war als das linke, sodass der rechte Hoden ganz nach der Mittellinie des Körpers hinübergezogen war und auf dem Rectum auflag. Dieses Vorkommniss erwähnt auch bereits Rokitansky[1] als ein wesentliches Hemmniss des Descensus.

---

[1] Rokitansky, *Lehrbuch der pathologischen Anatomie.* 1871. Bd. III. S. 391.

Während des Descensus nun, der wie oben erwähnt, am Ende des sechsten bez. Anfang des siebenten Monats beginnt, treten die Hoden tiefer herab, und das Gubernaculum im Abdomen wird kürzer. Diese Verkürzung ist aber in der ersten Zeit nur eine scheinbare, indem das untere Ende des Gubernaculum mit dem Processus vaginalis um ebenso viel nach dem Hodensacke zu herabrückt, als die Verkürzung im Abdomen beträgt. Erst wenn der Hoden bis in die Nähe des inneren Leistenringes, und das Gubernaculum mit dem Processus vaginalis bis zu der Stelle herabgetreten ist, an welcher es seinen Ursprung nimmt, findet eine reelle Verkürzung desselben statt, die aber gleichen Schritt hält mit einer Verlängerung des Processus vaginalis. Der letztere ist in seiner Anlage als eine kleine Einsenkung des Peritoneum an der vordern und äussern Seite des Gubernaculum schon im dritten Monat vorhanden, nimmt aber bis zum sechsten Monat verhältnissmässig nicht an Länge bez. Tiefe zu, indem er auch noch im sechsten Monat nur bis zum äussern Rande des Musc. obliquus internus sich erstreckt.

Kölliker dagegen lässt den Processus vaginalis zwar auch im dritten Monat entstehen, sich dann aber allmählich zugleich mit dem Leitbande durch die Bauchdecken hindurch bis in's Scrotum hinab entwickeln. Erst wenn die Theile soweit vorgebildet sind, soll der Descensus beginnen. — Auch Eichbaum ist der Ansicht, dass Gubernaculum und Scheidenhäute sich gleichzeitig und selbständig neben einander entwickeln und die letzteren beim Beginne des Descensus schon vollständig ausgebildet sein sollen. Diese Anschauung widerspricht aber durchaus dem thatsächlichen anatomischen Befunde, indem erst bei beginnendem Descensus der Processus vaginalis tiefer und als das oben beschriebene Säckchen zwischen den Schenkeln des äussern Leistenringes hervortritt. Dasselbe schliesst jetzt in seiner hintern Wand das Gubernaculum ein, das von nun ab in dem Maasse kürzer wird, je tiefer der Processus vaginalis herabrückt, indem dasselbe, sobald es über seinen Ursprungsort hinaus nach unten getreten ist, sich umzustülpen beginnt und seine Gewebe in die Wand des Processus vaginalis übergehen, um die Hüllen für Hoden und Samenstrang bilden zu helfen. Die Umstülpung geht aber nur bis zu der Stelle des Gubernaculum vor sich, durch welche das Vas deferens hindurchgeht. Auf einem durch diesen Punkt geführten Querschnitt gehen die Gewebe strahlenförmig nach allen Seiten auseinander. Ist der Descensus so weit erfolgt, so finden wir die Hoden in dem Grunde des Processus vaginalis auf einem kurzen bindegewebigen Zapfen aufsitzen, der später noch kleiner wird und schliesslich ganz verstreicht.

Das Gekröse des Hodens und Leitbandes nimmt beim Beginn

des Descensus stetig an Länge ab und verschwindet vollständig, sobald der Hoden durch die innere Oeffnung des Leistencanales getreten ist. Diesen Vorgang glaube ich in Uebereinstimmung mit Seiler dahin erklären zu müssen, dass, sobald Hoden und Gubernaculum tiefer treten, die das Gekröse derselben bildenden Bauchfellplatten auseinander und in die Wand des Processus vaginalis übergehen und verstreichen, so dass also das Mesorchium und Mesorchiagogos Seiler's die innere Auskleidung des Processus vaginalis, wenigstens zum Theil besorgen.

Die Hüllen, von welchen Hoden und Samenstrang nach vollendetem Descensus umgeben sind, werden also theils von dem Processus vaginalis, theils von dem Gubernaculum gebildet. Die Tunica vaginalis propria, die eine Fortsetzung des Bauchfelles ist, ist hervorgegangen aus dem Bauchfell des Processus vaginalis, und dieses wieder wie oben gezeigt, wenigstens zum grössten Theile aus dem Gekröse des Hodens und Gubernaculum. Die Tunica vaginalis communis wird als Fortsetzung der Fascia transversa von dem auf dem Gubernaculum unter dem Peritoneum gelegenen Bindegewebe und aus der Fascia transversa des Processus vaginalis gebildet. In jedem Falle aber ist sie eine Fortsetzung der Fascia transversa und nicht, wie Kölliker behauptet, eine Fortsetzung der Fascia superficialis abdominis, denn in dem letzteren Falle müsste die Tunica communis auch den Cremaster einhüllen, während der letztere thatsächlich ausserhalb der ersteren liegt. — Ebensowenig ist die Meckel'sche Ansicht aufrecht zu erhalten, dass die Tunica communis aus dem Schleimgewebe hervorgegangen sei, welches sich im Inneren des Leitbandes befand und von Meckel irrthümlich als eine Fortsetzung der Fascia transversa angesehen wurde, weil auch in diesem Falle nach erfolgter Umstülpung des Gubernaculum der Cremaster nothwendiger Weise von der Tunica communis eingehüllt werden und innerhalb derselben liegen müsste.

Der Cremaster endlich entsteht aus der Musculatur des Gubernaculum, die an der äusseren Kante des äusseren Leistenringes vom Musculus obliquus internus und transversus entspringt, und zu der sich auf der äusseren Seite des Processus vaginalis noch einige Fasern vom Obliquus internus hinzugesellen. Doch glaube ich, dass die letzteren Fasern nicht wie die des Gubernaculum bis zum unteren Ende des Hodens herablaufen, sondern vielmehr die mit der Convexität nach unten gerichteten Schlingen bilden, die auf der vorderen Fläche des Samenstranges gelegen sind. — Ob auch in dem Bündel des Gubernaculum, das beim Foetus in der Gegend des Tuberculum pubicum entspringt, Muskelfasern enthalten sind, habe ich mit Sicherheit nicht ermitteln können, ich vermuthe es aber, da ich bei einem Erwachsenen ein von hier aus entstehendes Muskelbündel am Samenstrange abwärts zum Cremaster verlaufen sah. Dieses letztere

Bündel bezeichnet Sappey, der es auch vom Tuberculum pubicum oder der Scheide des Musculus rectus abdom. ausgehen lässt, als Cremaster internus, im Gegensatze zu dem an der äusseren Kante des äusseren Leistenringes entspringenden Muskelbündel, dem Cremaster externus.

Kölliker und Henle sprechen aber von einem Cremaster internus als einer zwischen Tunica communis und propria gelegenen inneren Muskelhaut des Hodens, die sie als Ueberrest des Leitbandes angesehen wissen wollen. Es ist aber unerklärlich, auf welche Weise das Gubernaculum zwischen Tunica communis und propria gelangen und gar eine Hülle für den Samenstrang und Hoden bilden soll, wenn man, wie Kölliker dasselbe in den Grund des Hodensackes hinabsteigen und allmählich kürzer werden und schrumpfen lässt, ich glaube vielmehr, dass die sogenannte innere Muskelhaut des Hodens, die nur von glatten Muskelfasern gebildet wird und an der Innenseite der Tunica communis das Vas deferens und die Vasa spermatica bis zum Hoden herab begleitet, auch bereits vor dem Descensus gewissermaassen praeformirt ist durch die die Vasa spermatica und das Vas deferens begleitenden Bündel glatter Muskelfasern, wie ich sie an Querschnitten beider Gefässe gesehen zu haben glaube. Doch muss ich diese Frage noch als eine offene bezeichnen.

Auf dem Musculus cremaster liegt nach aussen eine ganz dünne, zarte Membran, die Fortsetzung der Aponeurose des Musculus obliquus externus, die beim Descensus der Hoden nicht durchbohrt, sondern mit herabgezogen wird. Dieselbe hat auch bereits Seiler, aber ohne ihren Ursprung zu kennen, als dünnes Sehnenfasergewebe beschrieben. Auf diese folgt dann nach aussen ein lockeres Bindegewebe und die Tunica daxtos, als Fortsetzung der Fascia superficialis abdominis.

Was die letzte Ursache des Descensus betrifft, so glaube auch ich mit Cleland und Kölliker die Wachsthumsdifferenz der über und unter dem Hoden gelegenen Theile als einen Hauptfactor, wenigstens für den ersten Descensus, der im dritten Monat erfolgt, ansehen zu müssen. Ob sich dieser Vorgang auch bei dem eigentlichen Descensus wiederholt, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, wenn er aber stattfindet, so lässt sich der Descensus durch ihn nur bis zum Leistenringe hin erklären. Dann soll nach der Ansicht der oben genannten Autoren das Gubernaculum als zweiter Factor seine Wirksamkeit in der Weise entfalten, dass es den Hoden fixirt und leitet und durch Schrumpfung herabzieht. Das erstere, dass das Gubernaculum den Hoden leitet, gebe ich zu, dagegen muss ich entschieden in Abrede stellen, dass es sich in Folge von Schrumpfung seiner Elemente verkürzt und den Hoden nach dem Scrotum herabführt. Denn wie oben auseinandergesetzt, findet in der ersten Zeit des Descensus eine thatsächliche Verkürzung des Gubernaculum nicht statt,

dasselbe tritt nur tiefer herab; später, wenn der Hoden dem Leistenringe ganz nahe gekommen, wird es allerdings kürzer, aber nicht in Folge von Schrumpfung, sondern vielmehr in Folge des Ueberganges seiner Gewebe (durch Umstülpung) in die Wand des Processus vaginalis, sodass es also in demselben Verhältniss an Länge verliert, in welchem der Processus vaginalis an Länge zunimmt und dem Grunde des Hodensackes näher rückt. Ist der Descensus vollendet, so ist das Gubernaculum vollständig umgestülpt und verstrichen.

Von einem, von Seiten des Gubernaculum auf den Hoden ausgeübten Zug kann aber auch schon deshalb keine Rede sein, weil das Gubernaculum in dem Grunde des Hodensackes gar keine Insertion hat, nach welcher hin es den Hoden herabziehen könnte; würde trotzdem eine Schrumpfung des Gubernaculum stattfinden, so könnte dieselbe unmöglich von Einfluss auf die Lageveränderung der Hoden sei. Die Annahme der Schrumpfung des Gubernaculum als Ursache für den Descensus ist daher als eine irrige zu bezeichnen.

Dagegen glaube ich, dass das im Inneren des Gubernaculum befindliche Bindegewebe, das mit dem Bindegewebe in der Gegend des äusseren Leistenringes und dadurch mit dem des Hodensackes in Verbindung steht, einer Schrumpfung anheimfällt, die wesentlich zum Descensus beiträgt. Indem sich nämlich das lockere Gewebe, das in den ersten Monaten den Hodensack bis zum Leistenringe hin erfüllt, später verdichtet und dadurch an Masse und Volumen abnimmt, muss, wenn im Scrotum kein leerer Raum entstehen soll, etwas anderes an seine Stelle treten, bez. müssen die dasselbe umgebenden Theile einander näher rücken. Einerseits ist nun aber die Gegend des äusseren Leistenringes in Folge der Unterbrechung seiner Wandung durch das Gubernaculum weniger widerstandsfähig geworden, andererseits wird auf sie durch das schrumpfende Bindegewebe, das sich bis zum Leistenringe hin erstreckt, ein Zug ausgeübt, dem sie folgt und nach dem Scrotum zu herabrückt. Dadurch aber, dass sich die Schrumpfung des Bindegewebes des Hodensackes nun auch auf das im Inneren des Gubernaculum befindliche Bindegewebe fortpflanzt, wird das obere Ende des Gubernaculum, bis zu welchem das lockere Bindegewebe sich erstreckt, ebenfalls herab- und nach dem Grunde des Hodensackes hingezogen. Dabei muss sich aber das Gubernaculum, da es mit seinem unteren Ende in der Gegend des äusseren Leistenringes entspringt und somit als Ganzes nicht herabgezogen werden kann, allmählich umstülpen, sodass seine Gewebe nun von seinem ursprünglichen oberen Ende, das nach vollendetem Descensus in dem Grunde des Processus vaginalis liegt, von unten nach oben zur Leistengegend emporsteigen.

Unterstützt wird die Schrumpfung des Bindegewebes in ihrer

Einwirkung auf den Descensus noch wesentlich durch die stärkere Entwickelung und Ausdehnung der Baucheingeweide, die den Hoden gewissermaassen herausdrängen. Beweisend für diese Annahme scheint mir besonders der Umstand zu sein, dass in den Fällen, in welchen die Flexura sigmoidea stark mit Meconium angefüllt war, der Descensus des linken Hodens früher begonnen hatte, als der des rechten.

Damit aber ist die Frage des Descensus, das „Problema magnum" Langenbeck's noch immer nicht vollständig gelöst; weitere Aufklärung ist von vergleichend anatomischen Studien zu erwarten. Dieselben müssen sich aber — auf ein durch zahlreiche verschiedenartige Species repräsentirtes Material beziehen, um sichere Grundlagen schaffen zu können. — Wenn im Gegensatze dazu Eichbaum auf Grund einer einzigen, an einem Vollblutfüllen angestellten Untersuchung den Descensus vollständig erklärt und alle bisher bestandenen Widersprüche beseitigt zu haben glaubt, so kann ich nicht umhin, diese seine Annahme als illusorisch zu bezeichnen. Weder ist die Beschreibung des Gubernaculum (s. oben) den anatomischen Verhältnissen entsprechend, noch lässt sich seine Ansicht über die Entstehung der Scheidenhäute aufrecht erhalten. Ebenso wenig hat er einen Beweis für seine Behauptung beigebracht, dass der Descensus in Folge der Schrumpfung des Gubernaculum erfolgen und gleichzeitig und gleichmässig an allen Stellen des Gubernaculum auftreten soll. Dazu reicht unmöglich die Untersuchung eines einzigen Falles hin, zum wenigsten wären mikroskopische Untersuchungen und genaue Messungen des Gubernaculnm in den verschiedenen Stadien der Entwickelung nothwendig gewesen. — Endlich behauptet Eichbaum am Ende seiner Arbeit, dass nach vollendetem Descensus der Hoden mit der hinteren Wand des Hodensackes durch das bis auf ein Minimum geschrumpfte Gubernaculum zeitlebens verbunden sein soll. Dieses widerspricht aber nicht nur den thatsächlichen anatomischen Verhältnissen, indem der Hoden mit der Haut des Scrotum gar nicht verwachsen, sondern nur durch ganz lockeres Bindegewebe verbunden ist, sondern auch der vorhergegangenen Angabe Eichbaum's, dass das Gubernaculum vor dem Descensus gar nicht mit der Wand des Scrotum in Verbindung stehen soll. Wie soll die Vereinigung also später zu Stande gekommen sein?

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, dass vielleicht auch manche Fälle von Cryptorchismus mehr Licht über den Descensus testiculorum zu verbreiten geeignet wären, wenn dieselben rechtzeitig zur Untersuchung gelangen, d. h. bevor die hier in Frage kommenden Organe der Sitz pathologischer Neubildungen geworden sind. Wir finden zwar in der Literatur bereits eine grosse Zahl von Fällen von Cryptorchismus erwähnt, doch scheinen dieselben einerseits in Bezug auf den Descensus nur höchst

mangelhaft untersucht, andererseits aber auch für derartige Untersuchungen nicht mehr brauchbar gewesen zu sein, indem die Organe in ihrer Form und Structur vollständig verändert, bez. total zerstört waren. — In jüngster Zeit bot sich mir selbst die Gelegenheit, als Assistent der chirurgischen Abtheilung der städtischen Krankenanstalt zu Königsberg i. Pr. einen Fall von Retention des linken Hodens, der Sitz eines Sarcoms war, untersuchen zu können. Leider aber hatte das Sarcom nicht nur Hoden und Nebenhoden, sondern auch den Samenstrang und die Bauchdecken derartig ergriffen, dass nach der (durch Hrn. Prof. Schneider) ausgeführten Exstirpation des Tumors die einzelnen Organe kaum mehr von einander zu unterscheiden, geschweige etwas von einem Gubernaculum aufzufinden war. Unter weniger pathologisch veränderten Verhältnissen aber, glaube ich, wäre eine Untersuchung des Gubernaculum, bez. das Processus vaginalis bei Cryptorhismus nicht ohne Belang für die Entscheidung der Frage des Descensus.

Schliesslich nehme ich Gelegenheit Hrn. Prof. Dr. Schwalbe für seine freundliche Unterstützung bei vorliegender Arbeit meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Literatur,

soweit sie bei vorliegender Arbeit mir zugänglich gewesen und benutzt ist.

1) P. Camper, *Kleinere Schriften.* Uebersetzt von Herbell. 1785. Bd. II.

2) J. B. Paletta, (1777) *Nova guvernaculi testis Hunteriani et tunica vaginal. anat. descript. in opuscul. select.* Lud. Batav. 1788. — Deutsch in *Anatomische Schriften* von G. Azzoguidi, J. B. Paletta und J. Brugnoni, herausgegeben von E. Sandifort. Uebersetzt von Tabor. Heidelberg 1791.

3) H. A. Wrisberg, *Observationes anat. de testiculorum ex abdomine in scrotum descensu.* 1778. Hier referirt nach Valentin, Danz und Seiler.

4) Vicq d'Azyr, *Recherches sur la structure et la position des testicules in hist. de l'acad. royale.* Année 1780. Paris 1784. Referirt nach Valentin und Danz.

5) R. Martin, Commentarius de herniae ita dictae congenitae ortu et sede in *Nov. Act. reg. soc. scient.* Upsal. 1780. — Referirt nach Danz und Valentin.

6) J. Hunter, *Observations on certain parts in the animal. oeconomy.* London 1785. Nr. I. Im Auszuge übersetzt von Scheller 1802. — Referirt nach Danz und Valentin.

7) J. Brugnoni, *De testium in foetu positu in opuscul. anat. select. ed.* Sandifort. 1788. Uebersetzt von Tabor 1791.

8) Joh. Tuminati, *Ricerche anatomiche intorno alle tonache dei testicoli.* Venezia 1790. Uebersetzt in Kühne und Weigel's *Ital. medic. chir. Bibl.* Leipzig 1794. Bd. II. — Referirt nach Valentin.

9) Danz, *Grundriss der Zergliederungskunde der neugeborenen Kinder.* Frankfurt und Leipzig. 1792.

10) Blumenbach, *Institutiones physiologicae. Ed. nova.* 1798. Referirt nach Valentin.

11) Fr. Meckel, *Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie.* Halle 1806.

12) Schreger, Ueber den Wasserbruch des Scheidencanales. *Abhandlungen der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen.* Frankfurt a. M. 1810.

13) Tiedemann, *Anatomie der kopflosen Missgeburten.* Landshut 1813.

14) Hesselbach, *Anatomisch-pathologische Untersuchungen über den Ursprung und das Fortschreiten der Leisten- und Schenkelbrüche.* Würzburg 1815.

15) C. J. Langenbeck, Commentarius de structura peritonei etc. In den *Göttinger gelehrten Anzeigen* 1817. Bd. I.

16) J. Fr. Meckel, *Menschliche Anatomie.* 1820. Bd. IV.

17) Seiler, *Observationes nonnullae de testiculorum ex abdomine in scrotum descensu.* Leipzig 1817.

18) J. Fr. Rosenmerkel, *Ueber die Radicalkur des in den Weichen liegenden Testikels bei nicht vollendetem Descensus desselben.* München 1820.

19) Anton Scarpa's *Neue Abhandlungen über Schenkel- und Mittelfleischbrüche.* Uebersetzt und vermehrt von Seiler. Leipzig 1822.



20) Burdach, *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft.* 1828. Bd. II.

21) H. Oesterreicher, *Neue Darstellung der Lehre von der Ortveränderung der Hoden.* 1830.

22) H. Müller, *Bildungsgeschichte der Genitalien.* Düsseldorf 1830.

23) H. Rathke, *Abhandlungen aus der Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere.* 1832. Th. I.

24) E. H. Weber, Hildebrandt's *Anatomie.* Bd. IV.

25) G. Valentin, *Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen.* Berlin 1835.

26) Bischoff, Entwickelungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen in Sömmering's *Vom Bau des menschlichen Körpers.* 1842. Bd. VII.

27) R. Bürkner, *Abbildungen zur Lehre von den Unterleibsbrüchen nebst einer ausführlichen Darstellung des Herabsteigens der Hoden.* Berlin 1844.

28) B. Beck, Ueber die Bildung der gemeinschaftlichen Scheidenhaut bei der Ortsveränderung der Hoden. *(Wiener Zeitschrift.* October 1847.) Schmidt's *Jahrbücher.* 1848. Bd. LVII. S. 290 und 291.

29) E. H. Weber, Ueber den Descensus testiculorum beim Menschen und einigen Säugethieren. *Dies Archiv.* 1847.

30) H. Meckel, *Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbelthiere.* Halle 1848.

31) Follin, Ueber fehlerhafte Lagerung und Atrophie der Hoden. *Arch. gen.* Paris 1851. — Schmidt's *Jahrbücher.* Bd. LXXVI.

32) Leuckart, *Zur Anatomie und Morphologie der Geschlechtsorgane der Wirbelthiere.* Göttingen 1847.

33) Thiersch, Bildungsfehler der Harn- und Geschlechtswerkzeuge. *Illustrirte medicinische Zeitung.* Jahrgang 1852. Bd. I.

34) Cleland, *The mechanisme of the gubernaculum testis.* Winburg 1856. — Schmidt's *Jahrbücher.* 1858. Bd. XCVII.

35) Rokitansky, *Lehrbuch der pathologischen Anatomie* 1861. Bd. III. S. 391.

36) Lorey, Ueber Cryptorchismus. *Zeitschrift für rationelle Medicin.* Leipzig 1864. Reihe III. Bd. XXI.

37) Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen.*

38) Günther, Ueber das Gubernaculum Hunteri. *Deutsche Zeitschrift für Thiermedicin.* Leipzig 1875. Bd. I.

39) Ph. C. Sappey, *Traité d'anatomie descriptive.* Paris 1879.

40) Eichbaum, Untersuchungen über den Descensus testiculorum. *Revue für Thierheilkunde.* Bd. VI. S. 1—3. — *Deutsche Medicinal Zeitung.* 1883. IV. Jahrg. Nr. 37.

Ausserdem noch verschiedene Lehrbücher der Anatomie, z. B. Luschka, Henle, Hyrtl und Heitzmann.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Foetus aus der 9. Woche; das zweifache der natürlichen Grösse. Die Bauchdecken (*a*) sind aufgeschnitten und abgetragen. Die Blase (*v u*) etwas nach unten gezogen.

h Hoden.
g Gubernaculum.
pr v Processus vaginalis.
a u Arteria umbilicalis.
r Rectum.
v u Blase.
v d Vas deferens.

Fig. 2. Foetus aus der 14. bis 15. Woche, ein Mal vergrössert. Die Bezeichnungen sind dieselben wie vorher und

v sp Vasa spermatica.
n Nebenhoden.

Fig. 3. Foetus aus dem Ende des 4. bez. Ende des 5. Monats. Natürliche Grösse. Die Bezeichnungen sind dieselben wie Figg. 1 und 2.

Fig. 4. Natürliche Grösse. Foetus aus dem Ende des 6. Monats. Das Gubernaculum (*g*) hat seine grösste Ausbildung erreicht. An seinem unteren Ende die Andeutung des Processus vaginalis (*pr v*). Durch den oberen Theil des Gubernaculum geht von oben aussen nach unten innen das Vas deferens (*v d*) hindurch. Der Nebenhoden (*n*) überragt etwas den Hoden (*h*) nach oben.

s Scrotum.
p Penis.

Fig. 5. Foetus aus dem Ende des 6. Monats. Die Bauchhaut (*a*) und Fascia superficialis (*f s*) abgetragen und etwas nach unten und aussen zurückgeschlagen. Die Aponeurose des M. obliquus externus (*m*) ebenfalls nach vorn zurückgeschlagen, sodass der M. obliquus internus (*o i*) frei liegt. Aus dem äusseren Leistenring (*l*) (gebildet vom unteren Rande des Obliquus internus) tritt das Faserbündel (*f*) heraus, das sich nach oben in das Gubernaculum fortsetzt und sich nach unten in der Aponeurose des M. obliquus extern. (*m*) und der Gegend des Tuberculum pubicum inserirt.

Fig. 6. Foetus aus der Mitte des 8. Monats. Die Bauchdecken (*a*) abgetragen und nach aussen und unten zurückgeschlagen. Das Peritoneum von der hinteren Leibeswand und dem Gubernaculum vorsichtig abpraeparirt, sodass der Musculus psoas (*ps*), der Nervus genito-cruralis (*c*) und die grossen Gefässe (*i*) frei liegen. Der Nervus genito-cruralis theilt sich in den Nervus lumbo-inguinalis (*l*) und spermaticus externus (*sp e*), die beide etwas nach aussen verzogen sind. Der Spermaticus externus sendet



einen kleinen Zweig (*e*) nach dem Oberschenkel, während er selbst zum Gubernaculum (*g*) aufsteigt. Der letztere ist etwas nach innen und vorn gezogen und so gedreht, dass seine hintere und äussere Fläche nach vorn sieht.

h Hoden.
n Nebenhoden.
r Rectum.
p Penis.
s Scrotum.
v u Blase.

Fig. 7 A. Foetus aus dem Ende des 6. Monats. Der Descensus hat begonnen, der Processus vaginalis (*pr v*) ist als ein Säckchen aus dem Leistenringe (*l*) herausgetreten. Von seinem unteren Ende verlaufen einige dünne Fasern (*f*) zur Aponeurose des M. obl. ext. (*m*), die nach unten zurückgeschlagen ist. *a* Durchschnitt durch die Haut; *oi* M. obl. intern.; *p* Penis; *s* Scrotum.

Fig. 7 B. Das Säckchen (*pr v*) aufgeschnitten, *g* Gubernaculum, *h* Hoden, *v d* Vas defer.

Fig. 8 A. Foetus aus der ersten Hälfte des 7. Monats. Linker Hoden (*h*) im Eingange des Leistencanals, vom Nebenhoden (*n*) etwas überragt. Processus vaginalis (*pr v*) geht rechts bis an den Grund des Scrotum, links weniger tief herab. Die Sonde dringt links bis zu einer Stelle des Processus vaginalis vor, die aussen durch eine kleine Einsenkung (*o*) markirt ist. *a* Schnitt durch Haut und Fascia superficialis, *t* Schnitt durch die Bauchdecken.

Fig. 8 B. Die Processus vaginalis der Fig. 8 A vorn aufgeschnitten. *h* Hoden, *n* Nebenhoden, *g* Gubernaculum, *pr v* Processus vaginalis, *v d* Vas deferens, *per* Peritoneum, *k* das untere vom Gubernaculum gebildete Ende des Processus vaginalis. Rechts der Uebergang der Gewebe des Gubernaculum in die Wand des Processus vaginalis deutlich sichtbar.

Fig. 9 A. Foetus aus der Mitte des 7. Monats, links der Descensus weit vorgeschritten, rechts Hoden (*h*) noch im Abdomen.

Linke Seite: Processus vaginalis mit seiner unteren Spitze nahe dem Grunde des Hodensackes (*s*), die Fascia superficialis (*fs*) zurückgeschlagen. *t* Schnitt durch die Bauchdecken.

Rechte Seite: *h* Hoden, *n* Nebenhoden, *g* Gubernaculum, *f* Faserbündel im äusseren Leistenring, *m* Aponeurose des M. obl. ext. nach unten zurückgeschlagen.

Fig. 9 B. Der Processus vaginalis (*pr v*) der linken Seite von Fig. 9 A aufgeschnitten; *h* Hoden, *n* der sehr in die Länge gezogene Nebenhoden, *g* Gubernaculum, mit seinem unteren Ende deutlich in die Wand des Processus vaginalis übergehend. *v d* Vas deferens, *v sp* Vasa spermatica.

Fig. 10. Foetus aus der Mitte des 8. Monats. Haut *a* und Fascia superficialis (*fs*) vom Abdomen und Schenkelbeuger bis zum Scrotum (*s*) abpraeparirt. Der Descensus ist beinahe ganz vollendet. Processus vaginalis aufgeschnitten (*pr v*), darin Hoden (*h*), Nebenhoden (*n*), Funiculus spermaticus (*fsp*). Rest des Gubernaculum (*g*). (*k*) äusserstes Ende des Gubernaculum und Processus vaginalis, (*p*) Penis, (*s*) Scrotum.

Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz.

Von

J. Kollmann
in Basel.

(Hierzu Taf. XVI—XVIII.)

Die Entwickelungsgeschichte steht heute vor einem bedeutungsvollen Schritt, nämlich vor der Auflösung des Begriffes „Mesoderm". Mit jeder der Anschauungen, die sich über die Herkunft der Stützsubstanz gegenüber stehen, ist, darüber werden sich nur Wenige täuschen, die Zerstörung des alten Begriffes verbunden, und zwar entweder offen wie bei der Mesenchym- und Parablasttheorie, oder mehr verborgen wie bei der Annahme einer besonderen „Gefässplatte." Als man in der Entwickelungsgeschichte zum ersten Mal den letzteren Ausdruck gebrauchte, da kam schon der Stein in's Rollen. Alle, welche die Existenz eines solchen embryonalen Organes annahmen, gleichviel unter welchem Vorbehalt, arbeiteten mit grösserem oder geringerem Nachdruck an dem Untergang der einheitlichen Auffassung des mittleren Keimblattes. Denn was ist denn diese „Gefässplatte" anderes, als ein besonderer Theil der Embryonalanlage, den man mit besonderen Kräften ausgestattet, gerne ausscheiden möchte?

Wenn sich nun früher kein Widerspruch gegen diese Trennung erhob, so geschah es wohl nur deshalb, weil man nicht bemerkte, wie einschneidend einst die Consequenzen werden würden, z. B. jene, welche His bei der Parablasttheorie gezogen hat. Es ist dabei gleichgültig, von welchen Gesichtspunkten dieser Forscher ausgegangen.

Und wir sind noch nicht am Ende. Weit über His hinaus, gehen schon Kupffer und Waldeyer, und es scheint, als sollten auch sie noch



überholt werden, wenigstens lässt sich schon zustimmendes Flüstern deutlich vernehmen, und das „Paraderm“ kann manch' freundlicher Aufnahme versichert sein.

Von ganz entgegengesetzter Richtung her sind O. und R. Hertwig Bahnen gewandelt, die schliesslich zu demselben Resultat führten. Während die Embryologie der Wirbelthiere diesen zwar langsamen aber doch endlich zerstörenden Weg wandelte, ging die Embryologie der Wirbellosen schneller und sicherer ihrem Ziel entgegen. Indem sie ihre Anschauungen auch auf eine Klasse der Wirbelthiere ausdehnt, sind wir jetzt vor die Alternative gestellt: Einheit oder Trennung des Mesoderm. Ein drittes giebt es nicht.

Jeder Versuch, die Einheit des Mesoderm zu retten, führt uns im Kreise herum, und es kann sich nur fragen, welche der beiden Anschauungen zu Recht bestehen wird. Ich will versuchen, die Gründe darzulegen, welche mich bestimmten, der Trennung des mittleren Keimblattes in der Embryologie der Wirbelthiere das Wort zu reden. Ich werde mich dabei auf eigene und fremde Erfahrungen stützen, jedoch nicht von den frühesten embryonalen Stadien ausgehen, weil dort des Unbekannten auf einmal zu viel uns entgegentritt, und überdies undeutlich und mangelhaft differenzirt. Der Ausgangspunkt meiner Betrachtung ist jene Entwickelungsstufe, auf welcher bereits die Blutbildung innerhalb der Keimscheibe im Gange ist. Und zwar werde ich diese Entwickelungsstufe besprechen:

1) nach ihrem makroskopischen Aussehen,

2) nach ihrem mikroskopischen Bau. Auf Grund der gewonnenen Anschauungen soll dann die Frage erörtert werden.

3) Entoblast oder Paraderm?

Dann erst folgt die Besprechung jener Vorgänge, welche sich unmittelbar nach der Furchung abspielen, und welche mit dem Aufbau der vier Embryonalorgane: Ekto-, Meso- und Entoblast und dem Keim für die Stützsubstanz ein vorübergehendes Ende finden. Diese Erörterungen sind vereinigt unter dem Abschnitt:

4) Randwulst und der Akroblast (ἄκρος am Rande, Randkeim).

Den Schluss bildet ein Excurs:

5) Der Mesenchymkeim und die herrschende Bindegewebstheorie.

Die Untersuchung über die Herkunft der Stützsubstanz hat neuestens wieder zu Ergebnissen geführt, welche viele Berührungspunkte gemeinsam haben. Das darf ja nicht in Erstaunen versetzen, wenn man bedenkt, dass all diesen Bestrebungen die richtige Voraussetzung von einem einheit-

lichen Ursprung der Stützsubstanz in den thierischen Organismen zu Grunde liegt.

His hat bekanntlich schon vor 18 Jahren auf Untersuchungen am Hühnerei gestützt die Lehre aufgestellt, dass das Epithelialgewebe ebenso wie das Nerven- und Muskelgewebe aus einer anderen Grundlage sich herausentwickle, als das Blut und die Bindesubstanzen. Die Anlage der letzteren bezeichnete er als eine parablastische, als von einem Nebenkeim in dem Ei ausgehende. Damit war der Satz aufgestellt, dass die meroblastischen Eier zwei Substanzen (Keime) von gänzlich verschiedener Bedeutung enthalten. Eine Reihe fortlaufender Arbeiten führten ihn schliesslich dahin, seine Beobachtungen auf folgende Weise zu formuliren:

1) Das Remak'sche mittlere Keimblatt ist kein elementares Glied der embryonalen Körperanlage, es enthält vielmehr zweierlei verschiedene Bestandtheile, nämlich:

a) die Muskelplatten und den Axenstrang,

b) die Anlagen für Blut, Bindesubstanzen und Gefässendothelien.

Die unter a aufgeführten Bestandtheile liegen axial, in der Umgebung des Primitivstreifens, die unter b genannten dagegen peripherisch.

Der „periphere Mesodermtheil“ wird also dem axialen gegenübergestellt und damit eine räumliche Trennung der beiden Keime durchgeführt.

Diese Untersuchungen waren von dem Embryo eines höheren Wirbelthieres, von dem klassischen Object der Entwickelungsgeschichte, dem Hühnchen, ausgegangen, und nach und nach auf andere Wirbelthierklassen ausgedehnt worden.

O. und R. Hertwig verknüpften dagegen den Entwickelungsgang wirbelloser Thiere mit den Erscheinungsreihen an den Wirbelthieren. Die vorgenommene Prüfung führte zu einem verwandten Endergebniss. Der Ausdruck „mittleres Keimblatt“ umfasst zwei ganz verschiedene Bildungen. Er muss deshalb durch zwei neue und schärfere Begriffe ersetzt werden, nämlich Mesoblast und Mesenchym.

Die Breite vergleichend anatomischer Grundlage drängt also auch dahin, die Bindesubstanzen aus einer anderen Quelle herzuleiten als es bisher geschah. Mesenchymkeime sollten sich zwischen die die Form bestimmenden Keimblätter eindrängen, deren Nachkommen dann eine Füllmasse bilden, welche die verschiedensten Functionen verrichten kann, aber wohl hauptsächlich als ein Stützorgan dient. Dieser Füllmasse, dem Mesenchym steht der Mesoblast gegenüber.

Man wird zugestehen müssen, dass die Endresultate in dieser allgemeinen Fassung eine grosse Uebereinstimmung besitzen. Gleichwohl ist die Ableitung des Mesenchymkeimes und diejenige des Parablast eine funda-

mental verschiedene. Darin liegt ein tiefer Gegensatz, eine Kluft, über die „kein Steg und auch kein Fittig trägt.“

Bei O. und R. Hertwig sind es embryonale Zellen, directe Abkömmlinge der Furchungskugeln, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter ausscheiden, bei His und neuestens bei Waldeyer kommen noch Theile des weissen Dotters u. A. m. hinzu, welche in den Bereich der Keimscheibe gelangen: Protoplasmaballen des Eies, die von dem Furchungsprocess des Eies unberührt blieben.

Von diesen beiden Angaben kann offenbar nur eine dem wirklichen Sachverhalt entsprechen, es sei denn, dass man der Ansicht huldigte, die Natur forme nach zwei verschiedenen Principien, und dasselbe Ziel werde hier wie dort erreicht aber mit gänzlich verschiedenen Mitteln.

Nachdem sich aber mehr und mehr herausstellt, dass bei dem ersten Aufbau der Organismen eine erstaunliche Einförmigkeit der Methode herrscht, so wird man kaum geneigt sein, für die Wirbelthiere zwei fundamentale Verschiedenheiten in der Anlage der ersten embryonalen Organe anzunehmen.

Der Unterschied der beiden Anschauungen ist tiefgreifend genug, um geradezu von entgegengesetzten Principien sprechen zu dürfen. Denn die „Protoplasmaballen“, welche in dem einen Fall als lebendige Zellenindividuen aus dem Dotter aufsteigen und sich zwischen die Keimblätter begeben, sind eben doch grundverschieden von Elementen, die aus dem Furchungsprocess hervorgehen.

Unsere Vorstellungen von dem Wesen des Protoplasma sind so hohe, dass wir gern geneigt sind, ihm jede Leistung zuzutrauen, selbst die höchste. Allein es handelt sich zunächst um den Nachweis, dass dieser Nebenkeim auch lebendiges Protoplasma im Sinne der neueren Auffassung sei. Viele gewichtige Stimmen sprechen sich, und mit guten Gründen, dafür aus; dennoch sind nicht alle Zweifel damit als beseitigt anzusehen. Der entscheidende Beweis verlangt geradezu, dass klar anerkannt sei, ob wirklich Furchungskugeln und ihre Abkömmlinge gleichwerthig seien mit den „Dotterzellen“, wie man sie jetzt so häufig auffasst. Ist dieser Nachweis geliefert, dann steht es unerschütterlich fest, dass die aus meroblastischen Eiern hervorgegangenen Thiergeschlechter sich zum Aufbau ihrer Gewebe neben den Furchungskugeln auch noch geformter Bestandtheile des Dotters bedienen, während die holoblastischen Eier ihre Gewebe nur aus Furchungskugeln oder ihren directen Abkömmlingen erzeugen.

Es handelt sich also hier erstens um die Entscheidung ob die Stützsubstanz axial oder peripher entsteht, also auch um Ort und Zeit innerhalb der bereits entsandenen Keimhäute, dann aber auch um die Rolle der Furchung und um diejenige des ungefurchten Dotterplasma. Und nicht allein

innerhalb der meroblastischen Eier der Vögel, sondern innerhalb der meroblastischen Eier überhaupt, sowohl der Wirbelthiere als der Wirbellosen. Man darf daher von den verschiedensten Thierformen aus den Versuch machen, für die eine oder andere Anschauung Belege zu sammeln, und die meroblastischen Eier der Evertebraten fallen nicht geringer in die Wagschale als jene der Vertebraten.

Ich bin der Ueberzeugung, trotz Widerspruches von beachtenswerther Seite her, dass bei Aufstellung einer Lehre der Gewebebildung des Säugethierkörpers man deshalb auch von meroblastischen Eiern ausgehen dürfe, und dass die Ergebnisse in dieser Kapitalfrage dennoch wohl übertragbar seien selbst auf den Menschen. Einmal schon deshalb, weil der Charakter der Stützsubstanz im Wesentlichen derselbe ist, überall wo wir ihr begegnen. Wenn ich in meinen Arbeiten über die Bindesubstanz der Wirbellosen auf Unterschiede hinwies im Vergleich zu jener der Wirbelthiere, so habe ich doch andererseits nie verkannt, dass hier nur bedeutungsvolle Modificationen ein und derselben Gewebegruppe vorliegen.

Als zweiter Grund ist hervorzuheben, dass der Unterschied zwischen den meroblastischen Eiern und den holoblastischen keineswegs so bedeutend ist, dass hier nicht eine Uebertragung der Resultate gestattet wäre. Endlich darf man nicht vergessen, dass sofern für die holoblastischen Eier niederer Wirbelthiere ein Ursprung der Stützsubstanzen aus directen Abkömmlingen der Furchungskugeln erkannt ist, wir ihn ohne Bedenken auf die höheren Wirbelthiere übertragen dürfen. Physiologische und chemische Thatsachen von embryologischen getragen stützen sich, dächte ich, gegenseitig stark genug.

Die Bindesubstanz der Amphibien und Fische ist aber denn doch so innig verwandt mit derjenigen der übrigen Wirbelthiere, dass wir sicher sein können, ihre Quelle innerhalb des Eies sei hier wie dort dieselbe.

Von untergeordneter Bedeutung halte ich dagegen die Ueberlegung, ob die meroblastischen Eier der Vögel gerade in der schwebenden Frage als besonders günstige Objecte zu gelten haben. Ich halte sie für durchaus ungünstig, aber das wird nicht hindern, dass man immer wieder auf sie zurückgreife. Und nicht allein aus Bequemlichkeit. Ist eine Wahrheit einmal erkannt, so muss sie sich unter allen Formen wieder erkennen lassen. Wie sie in die Erscheinung tritt, das eben ist aufzudecken. Das kann unter Umständen in der That unendliche Schwierigkeiten bieten, gleichwohl muss es gelingen, soll nicht immer wieder das meroblastische Ei auftauchen, und durch einen beredten Mund ein quos ego in die Frage von der Entstehung der Stützsubstanz hineinrufen lassen. Wir sind geradezu gezwungen, die meroblastischen Eier in den Bereich unserer Betrachtung zu ziehen, weil eine beträchtliche Zahl von anerkannten Embryologen gerade diese zu

den Ausgangspunkt ihrer Studien und zu der Stütze ihrer Anschauungen gemacht haben. Auch die nachfolgenden Beobachtungen beschäftigen sich mit den Vögeln, freilich auch mit der Entwickelung des Reptils und mit derjenigen der Selachier.

Trotz dieser verhältnissmässig geringen Ausdehnung des Beobachtungsgebietes, denn es handelt sich streng genommen ja nur um das Hühnchen, um die Eidechse und um ein Paar Haifischarten, stösst der Vergleich mit den vorhandenen Beobachtungen auf beträchtliche Schwierigkeiten. Nicht so sehr in Bezug auf das thatsächlich Gesehene, als auf das in verschiedenem Sinn Gedeutete.

Wer die vorliegenden Arbeiten, namentlich in Verbindung mit den vortrefflichen Abbildungen objectiv vergleicht, wird zugestehen können, dass die rein sachlichen Angaben einen hohen Grad von Uebereinstimmung zeigen. Weniger gilt dies von der Nomenclatur, die sehr complicirt geworden ist, eine naturgemässe Folge der Vieldeutigkeit mancher Vorgänge. Aus dem letzteren Grunde ist wohl erlaubt, hier zunächst den Sinn einiger Begriffe scharf zu umgrenzen. Balfour (1) hat mit Unrecht den Versuch getadelt, an Stelle der alten unbestimmten Bezeichnung „mittleres Keimblatt" zwei neue schärfere Begriffe einzuführen. Die Ueberzeugung von der Nothwendigkeit solcher Reform ist dringend geboten und auch an His herangetreten bei der jüngsten vortrefflichen Darstellung seiner Anschauungen (82). Nach mancher Ueberlegung habe ich mich entschlossen, statt topographischer Bezeichnungen (His), die von O. und R. Hertwig gegebene Nomenclatur anzunehmen, und die einzelnen Worte nur in dem mitgetheilten Sinne zu gebrauchen.

Keimblatt ist eine Schichte embryonaler Zellen, welche unter einander zu einer Epithellamelle verbunden sind; durch Faltung oder Differenzirung giebt ein Keimblatt die Grundlage für die mannigfaltigsten Formen ab. Die einzelnen Blätter heissen Ektoblast und Entoblast, parietale und viscerale Lamelle des Mesoblast.

Ektoblast und Entoblast, die beiden primären Keimblätter, werden immer zuerst angelegt; sie begrenzen den Organismus nach aussen und nach dem Urdarm zu. Bei dem Vogelkeim, demjenigen des Reptils und des Selachiers ist die Umbeugungsstelle des Ektoblasts in den Entoblast vollständig homolog und vergleichbar der Urmundlippe der Amphibien.

Die parietale und viscerale Lamelle des Mesoblast entspricht der axialen Anlage des mittleren Keimblattes. Beide sind:

1) späteren Ursprungs als Ekto- und Entoblast,

2) begrenzen sie einen neugebildeten Hohlraum, das Coelom.

Neben den Keimblattzellen giebt es noch „Elementarzellen", ebenfalls Abkömmlinge von Furchungskugeln. Sie sind etwas von den Zellen der Keimblätter verschiedenes. Sie können sich sowohl bei zweiblätterigen, als auch bei vierblätterigen Thieren entwickeln. Gerade der letztere Punkt ist aber von grosser Bedeutung für die Cranioten, hinauf bis zu dem Menschen. Diese elementaren Zellen dienen dazu, zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen ein mit zerstreuten Zellen versehenes Stützgewebe zu erzeugen, ich nenne sie Poreuten (von πορεύομαι ich gehe fort, wandere). Sie entstehen früher als der Mesoblast, verlassen bald ihre Bildungsstätte in dem Randwulst und ihre Gestalt ist beständig wechselnd. Die Zellen der beiden primären Keimblätter sind dagegen erkennbar durch ihr epitheliales Gefüge; die Zellen des Mesoblast daran, dass sie späteren Ursprunges sind und ebenso spät erst epithelialen Charakter annehmen; sie entstehen durch Abspaltung oder Einstülpung von irgend einem der primären Keimblätter her.[1] Nach ihrer vollendeten Anordnung begrenzen sie ein Coelom.

Es lässt sich meiner Meinung nach zur Evidenz zeigen, dass die „axiale Anlage" von His sich mit dem Mesoblast in dem eben angegebenen Sinne vollkommen deckt und dasjenige, was er als „peripherer Mesodermantheil" auffasst, mit dem Mesenchymkeim der Wirbellosen, und dem Inhalt des Akroblast der Wirbelthiere sehr viele Beziehungen gemein hat und auch besonders in der nicht gering zu achtenden topographischen Anordnung.

Alle die eben erwähnten Gebilde stammen in directer Linie von Furchungselementen ab, und sie können in ihrer Totalität als active Protoplasmagebilde, als archiblastische Zellen den Dotterelementen aller Art gegenüber gestellt werden.[2]

Den späteren Darstellungen vorausgreifend, bemerke ich sogleich an dieser Stelle, dass ich alle Keimblätter, also Ektoblast, Entoblast, parietalen und visceralen Mesoblast, ebenso die elementaren

[1] Für die vorliegende Untersuchung ist eine praecisere Angabe ihrer Herkunft nicht nöthig, ich halte mir also jede Entscheidung offen.

[2] Für die Hauptschichten der ausgebildeten Thiere werden die von Altmann und O. und R. Hertwig gebrauchten Bezeichnungen Ektoderm, Entoderm und Mesoderm in demselben Sinne so verwendet, dass Ektoderm und Entoderm die äusseren und inneren Begrenzungsschichten des ausgebildeten Körpers umfassen, sofern sie, vom Ektoblast und Entoblast des Keimes abstammend, das ursprüngliche Lageverhältniss bewahrt haben. Mesoderm bedeutet dagegen die Summe aller Gewebe und Organe, welche zwischen diese beiden Lagerungsschichten eingeschoben sind.

Nachdem die Zoologie diese Bezeichnungen in dem angeführten Sinne gebraucht, scheint es mir wünschenswerth, um das Verständniss zu erleichtern und den Zusammenhang zu wahren, die nämlichen Unterscheidungen zu treffen.

Zellen, den Inhalt des Akrobast für direct aus der Furchung hervorgegangene, also für archiblastische Elemente halte.

Für eine Verständigung über die in der Keimhaut sich abspielenden Processe, und gerade für die Beurtheilung der einzelnen Entwickelungsstadien scheint es mir ferner unerlässlich, dass man von einem Ektoblast und Entoblast erst dann spreche, wenn er als solcher als ein deutlich erkennbares Keimblatt, also vollendet, vor uns liegt. Erst dann verdient er diese Bezeichnung. So lange seine Entstehung nicht abgeschlossen, kann man nur von einem in der Bildung begriffenen Zustand, von einer „Anlage", desselben sprechen.

Dieselbe bestimmte Fixirung verlangt der Ausdruck „Mesoblast". Seine Entwickelung bei den Wirbellosen zeigt eine beneidenswerthe Schärfe, auch bei den holoblastischen Eiern der Wirbelthiere ist er schon sehr bald charakterisirt durch jene Spalte, aus der das Coelom hervorgeht. Sie ist das Kriterium, um Lage, Form und Ausdehnung festzustellen. Erst mit dem Nachweis der parietalen und visceralen Lamelle ist also der Mesoblast als solcher zu bezeichnen, wenigstens bei den Wirbelthieren. Die vorhergehenden Stadien sind nicht minder wichtig, aber doch nur als Vorbereitungen anzusehen, für welche ich den Namen Mesoblastanlage gebrauchen werde.

Die Keimhaut der meroblastischen Wirbelthiere ist bekanntlich zuerst nur ektodermal: Stadium der Blastula. Diese erste Lage ist bei Amphibien und Reptilien, Vögeln und Säugethieren anfangs mehrschichtig. Es existirt zum ersten Male eine blätterartige Anlage im strengen Sinne des Wortes. Zelle liegt an Zelle, wie aneinandergepresst und zwar durch seitlichen Druck.[1] Diese Keimblattzellen sind also vor den übrigen Furchungselementen deutlich gekennzeichnet durch ihre Form und Lage. Zweifellos auch chemisch, denn mit den meisten Färbemitteln tingiren sie sich intensiver als jene.

Unter diesem äusseren Keimblatte befindet sich der Rest von Furchungselementen: eine unzusammenhängende Zellenmasse aus grösseren und kleineren Furchungskugeln zusammengesetzt. Sie verdienen aber noch nicht die Bezeichnung „Keimblatt". Noch ist der Neubildungsprocess von Furchungselementen auf dem Grunde der Keimhöhle ja nicht abgeschlossen. Noch steigen neue durch die Furchung abgeschnürte Dottermassen aus der Tiefe auf, welche schon bei dem Beginne der Furchung den Anstoss erhielten. Noch existirt also, wenn man will, ein „Zusammenhang" zwischen der Oberfläche des ver-

[1] Länglichen cylindrischen Zellen begegnet man auf allen Darstellungen; das ändert sich später und wandelt sich in das gerade Gegentheil um, offenbar durch Aenderung der Spannungsverhältnisse.

flüssigten Dotters, an welcher Zellen schweben, und dem übrigen, belebten Protoplasma. In diesem Stadium kommen „subgerminale Fortsätze" vor (His).

Also erst dann, wenn der Entoblast thatsächlich als solcher vollendet ist, wenn er als eine einheitliche Schichte zweifellos zu erkennen ist, und als solcher abgeschlossen über dem verflüssigten Dotter liegt, verdient er diesen Titel. Alles was vorher sich ereignet sind seine Entwickelungsstadien. In dem centralen Gebiet der Keimscheibe ist übrigens diese Periode der Unbestimmtheit bald vollendet.

Anders verhalten sich die Dinge an der Peripherie. Zwischen den beiden Zellenlagen, dem Ektoblast und dem eben gebildeten Entoblast finden sich dort:

1) rundliche Zellen, der Rest der zu dem Aufbau der beiden Keimhäute nicht verwendeten Gebilde;

2) die während des monodermalen Zustandes in den Randwulst eingeschlossenen und gebildeten Zellen die Akroblasten, der Inhalt des Akroblast (Figg. 3—8, 12, 13, 19—22^{m} roth).

Diese Elemente liegen lose aneinander; sie erscheinen auf späteren Entwickelungsstufen auf der Wanderung begriffen, sie sind in diesem Sinne fast ausnahmslos und mit Recht gedeutet worden. Ihre Hauptquelle liegt in dem Randwulst, dort sind sie aufgehäuft, in der Urmundlippe, an der Umbeugungsstelle des äusseren Keimblattes in den Entoblast. Am vollkommensten bekannt aus den frühesten Stadien (Figg. 3 und 4 Vogel; 12 und 13 Reptil; Figg. 19—22 Selachier).

Ist dieses zwischen den beiden primären Keimblättern befindliche Material des Randwulstes als Mesoblast zu bezeichnen? Die Antwort lautet: Nein. Diese Schichten sind niemals epithelial angeordnet, wie jene, welche eine Flächenbegrenzung des Körpers nach einem Coelom hin besorgen. Die Zellen liegen ferner nicht an jener Stelle der Keimhaut, von der die Bildung des Mesoblast ausgeht, sie liegen peripher. Wenn nun meine Deutung richtig ist, dann hat man offenbar unter dem Worte „mittleres Keimblatt" bisher bei Selachiern, Reptilien und Vögeln zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst. Denn axial liegt ja jene Zellenmasse, die ausschliesslich die Rolle des Mesoblastes bei den höheren Wirbelthieren übernimmt, gerade so wie bei den Urodelen. Diese axiale Zellenmasse besorgt schliesslich die Flächenbegrenzung des Körpers nach dem neu entstandenen Coelom hin. Die ganze Literatur über die Anlage des Mesoblastes im Bereich des Primitivstreifens und der Markrinne und des Axenstranges lässt sich für diese Auffassung in die Wagschale werfen.

Die peripheren Zellenmassen mit demselben Ausdruck zu bezeichnen, ist unter solchen Umständen offenbar nicht zutreffend: Die in dem Randwall liegenden Zellenhaufen, die niemals epithelial angeordnet sind, die später als Wanderzellen auftreten, um zwischen den die Form bestimmenden Keimblättern eine Füllmasse zu bilden, müssen eine andere Bezeichnung erhalten, um so mehr, da ihnen, wie wir sehen werden, die Rolle der Blutbildung und im Anschluss daran diejenige für den Aufbau der Bindesubstanzen und der Blutgefässe zuzuschreiben ist. Ich betrachte sie als ein embryonales Organ in dem Blastoderma der Wirbelthiere und will nun den Nachweis versuchen, dass diese Zellen des Randwulstes als Quelle der Stützsubstanz aufgefasst werden müssen.

I. Makroskopische Untersuchung der Keimhaut des Vogels und Reptils, mit axialer Körperanlage und mit Area vasculosa.

Figg. 1 und 2.

a. Keimhaut des Vogels.

Mit dem Auftreten der Urwirbel ist eine Entwickelungsstufe gegeben, welche alle Theile der Keimhaut scharf gegeneinander abgrenzt. Die Area vasculosa tritt mit gelblichen Punkten und Strichen durchsetzt auf. In der Mitte besteht die axiale Körperanlage, und zwischen dieser und der Area vasculosa befindet sich eine helle Zone, „Embryonalfeld" genannt (Fig. 1, *Ae*). Bei den folgenden Erörterungen erscheint es vortheilhaft diese drei Hauptabtheilungen der Keimhautfläche möglichst strenge auseinanderzuhalten. Wenn man dies seit lange mit den Keimblättern, oder um mich technisch auszudrücken, mit der Reihenfolge der embryonalen Organe gethan hat, die senkrecht zur Axe des Dotters gerichtet sind, dann ist es nur consequent, das nämliche in derselben Weise auch stets bezüglich der Keimhautfläche durchzuführen. Damit ist gemeint, die Area opaca ebenso scharf in dem Auge zu behalten, wie dies mit der Area pellucida schon geschehen ist. Wir werden also an der Keimhautfläche des Hühnchens mehrere aufeinanderfolgende Zonen trennen:

1) die Körperanlage (axial),

2) das Embryonalfeld, Area embryonalis,

3) die durch Blutinseln kenntliche Area vasculosa (peripher); endlich die Area vitellina, welche jedoch selbst wieder gegliedert ist, nämlich

4) in den weissen Dotterhof, Area vitellina alba, und

5) in den gelben Dotterhof, Area vitellina flava.

Die Einzelnheiten des Gebildes, das gemeinhin als Körperanlage bezeichnet wird, setze ich als bekannt voraus (siehe übrigens Figg. 1 und 2). Das Embryonalfeld[1] betrachte ich als ein embryonales Organ, das zu dem Aufbau der Amnionsblase gehört (Amnioblast).

Die Area vasculosa ist ein weiteres embryonales Organ der Keimhautfläche, von nicht geringer Bedeutung, denn in ihm entsteht das Blut; das ist unbestritten und unbestreitbar.

Wüssten wir auch aus der ganzen Reihe der neuesten Arbeiten nicht mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit, dass sich der Mesoblast im Centrum des Embryonalschildes entwickelt, aus der Betrachtung der Flächenbilder der Keimhaut müssten wir dennoch zu demselben Schlusse gelangen. Es ist vollkommen überflüssig, hierüber in eine weitere Erörterung einzulenken. Mit dem Erscheinen der Primitivrinne ist der centrale Theil des Embryonalfeldes der Ausgangspunkt des Mesoblasts. Dort legt sich die Markrinne an, und die Chorda, und entstehen die Urwirbel und die Urnierengänge.

Aber das ist nur ein Theil der embryonalen Körperanlage. Ein anderer liegt ausserhalb des Embryonalschildes. Dieser periphere Theil ist bei den meroblastischen Eiern, auch den Eiern der Säugethiere die Geburtsstätte des Blutes. Es giebt keinen Beobachter, der diese Thatsache nicht schon vor Augen gehabt hätte. Allein ihre ganze Tragweite ist vor His von keinem mit gleicher Schärfe aufgefasst und in ihren Consequenzen gewürdigt worden und hat zu so vielen Untersuchungen der Area vasculosa und ihres Jugendzustandes Veranlassung gegeben, und zu so manchem Streit. Hier handelt es sich nur um die Feststellung des Thatbestandes, dass das Blut in einem peripheren Bezirke der Keimhaut entsteht, mit anderen Worten: Das embryonale Blut — ein elementares Gewebe allerersten Ranges hat ein apartes Entstehungsgebiet. Der Embryo entsteht ohne Blut, und das Blut ohne Embryo. Diese Trennung der Keimhaut in verschiedene Keimbezirke ist uralt. Sie hat nicht erst stattgefunden bei den höheren Wirbelthieren, auch bei Knochenfischen und Elasmobranchiern fällt der erste Ort der Blutbildung nicht in die axiale Körperanlage hinein, sondern in das periphere Gebiet der Keimhaut hinaus, und die Amphibien und Cyclostomen machen, soweit bekannt, keine Ausnahme von dieser strengen Regel.

Wenn man erwägt, dass das Blut der Quell für die ganze Weiterentwickelung des Individuums ist, dass es gleichviel, ob in geschlossenen Röhren, oder in Spalten (Lacunen) sich bewegend das Material herbeischafft, um

---

[1] Bei Kupffer und Benecke auf Taf. II, Figg. 10 und 11, Taf. III, Fig. 14, sämmtlich vom Sperling mit *ef* bezeichnet, im Gegensatz zu *ef'*, ein ebenfalls helles Gebiet der früheren Area pellucida, das aber noch zu der Körperanlage gehört.

allmählich die Organe auf seine Kosten zu bilden, wenn man ferner erwägt, dass aus seinen Abkömmlingen noch andere Gewebe entstehen: so ist es nicht zu viel, die Area vasculosa als einen Theil des embryonalen Körpers zu bezeichnen, der, so überraschend es sein mag, in der Keimhaut jenseits der Sphäre des Amnion auftaucht, um erst später seine Verbindung mit der axialen Körperanlage herzustellen.

An die Area vasculosa schliesst sich die Area vitellina alba an, welche sehr häufig übersehen wird. Sie ist bei Vögeln und Reptilien unverkennbar, wenigstens bei den beiden in den Figg. 1 und 2 dargestellten Repräsentanten. Die Grenzen berühren sich und von der Dorsalseite des Keimes ist es lediglich die Vena terminalis, welche scharf und unverkennbar die Trennung andeutet. Von der Dotterseite her existirt bekanntlich eine Niveaudifferenz.

Ich verzichte darauf, hier des weiteren auseinanderzusetzen, was alle Embryologen wissen, und was eine verhältnissmässig kleine Reihe von Beobachtungen Jedem beweist, dass nämlich in der Area vasculosa, und zwar zuerst an ihrer fernsten Grenze die Blutinseln auftauchen, und sich von dort aus vermehrend und die periphere Keimhaut durchdringend, allmählich durch das Embryonalfeld fortsetzen. An der Dottergrenze der Area vasculosa ist die Häufung der Blutinseln am dichtesten, und von dort aus beginnt die Wanderung gegen den axialen Theil. Die Entstehung und Neubildung und der Vormarsch geschieht nicht auf der ganzen Strecke gleichmässig, das Wie, ist längst bekannt.

Wenn His den Satz aufstellt, dass „das Mesoderm im Sinne Remak's kein einfaches Primitivorgan, sondern räumlich an ihm ein axialer und ein peripherer Abschnitt zu unterscheiden sei", so ist nach dem eben Geschilderten kein begründeter Einwurf zu erheben. Wenn es nun aber sicher ist, dass das Blut nicht axial, sondern peripher in der Keimhaut entsteht, wenn wir, wozu ja vor unseren Augen an jeder Keimhaut mit Händen greifbare Beweise vorliegen, die blutbildende Area vasculosa als ein Organ sui generis auffassen müssen, dann fällt der Embryologie der neue Begriff des Mesoblast von selbst in den Schoos, dann umfasst der axiale Theil nur die Anlagen für die Musculatur, sowie für den Urnierengang, für das Keimepithel und bez. für die Chorda, dann besteht ausschliesslich dieser aus demjenigen, was ontogenetisch als Mesoblast anerkannt ist, und der periphere Theil ist etwas anderes, ist die Quelle des Blutes. Dieser periphere Theil exirstirt schon, noch ehe es einen Mesoblast giebt, nämlich in der Form der Area opaca. Dieses bedeutungsvolle Organ ist schon vorhanden zu einer Zeit, in der die Area pellucida lediglich aus Ektoblast und Entoblast besteht, existirt schon mit einem unendlich reichen Zellenmaterial, wo selbst noch die Anfänge des Mesoblast fehlen. Das sind

genug Gründe, um den Randwulst und mit ihm das Material für die Area vasculosa durch den Ausdruck Akroblast mehr hervorzuheben.

Die periphere Zone der Keimhaut gehört also nicht zu dem Mesoblast. Sie ist vielmehr ein zwischen Ekto- und Entoblast befindliches, eigenartiges und selbstständiges Organ.

Die Area vasculosa grenzt, wie schon erwähnt, an den weissen Dotterhof (Rathke), an welchen sich concentrisch immer weitere Ringe (Halonen) anreihen. Den innersten derselben, den Nachbaren der Area vitellina alba nenne ich wegen der entsprechenden Zone der Reptilienkeimhaut: Area vitellina flava. Vergleiche für die Vögel die photographischen Abbildungen der Dotterhöfe bei Kupffer und Benecke (36) und die Tafeln von Pander (39).

b. Die Keimhaut des Reptils

giebt noch schlagendere Belege für die Richtigkeit der eben dargelegten Betrachtung. Die Keimhaut besteht nämlich auf derjenigen Stufe, die wir als Ausgangspunkt unserer Betrachtung wählen, ähnlich derjenigen des Hühnchens, aus einer Reihe von embryonalen Gebilden,

1) aus dem Embryo oder der axialen Körperanlage, Fig. 2,

2) aus dem hellen Embryonalfeld, Fig. 2 *Ae*, aus dem das Amnion hervorgeht, indem es sich dicht an der Grenze der medialen Körperanlage aufbaut,

3) aus der lateralen Körperanlage, die das Blut und die Blutgefässe des Embryo liefert: Area vasculosa,

4) aus einer hellen Zone, die ich als Area vitellina alba als weissen Dotterhof (Rathke) der Area vitellina flava gegenüberstelle. Bei dem Vogel ist die erstere nur noch sehr schwach entwickelt, aber immerhin noch erkennbar und offenbar identisch mit dem ersten der von Pander so gewissenhaft dargestellten „Halonen".

[1] Trotz dieser Gleichheit der Keimhäute vom Vogel und Reptil existiren selbstverständlich Verschiedenheiten, auf die ich hier, an der Hand der Fig. 2 hinweisen möchte: Die axiale Körperanlage ist im Verhältniss zu derjenigen des Vogels schon sehr stark gekrümmt. Die hintere Amniosfalte beginnt sich zu erheben, die vordere bedeckt das Kopfende; an dem hinteren Körperende ist die Allantois als ein ovaler heller Körper deutlich erkennbar. Der Vorderdarm ist schon in grosser Ausdehnung geschlossen, in der unteren Wand desselben das Herz, noch aus getrennten Hälften bestehend. Alle diese Organe verhalten sich bei dem Hühnerembryo derselben Urwirbelzahl wesentlich anders. Ein Blick auf die Abbildung der Keimscheibe des Huhnes zeigt den grossen Unterschied. Dort keine Kopfkrümmung, Allantois noch nicht gebildet,

Die Unabhängigkeit der Area vasculosa von der axialen Körperanlage tritt an keiner Keimhaut, die ich kenne, so deutlich hervor. Dazu kommt noch, dass weder bei der Anlage des Randwulstes, noch während der zwei folgenden Entwickelungsstufen der Mesoblast an der Entstehung der Blutinseln betheiligt ist. Denn er erreicht erst nach dem Beginn der ersten metameren Gliederungen die Area

---

Centralnervenrohr noch klaffend. Das vorliegende Entwickelungsstadium eines Reptils ist also viel weiter vorgeschritten als dasjenige des Huhnes, nur was die Anlage des Herzens betrifft, sind sie einander ähnlich. In beiden Fällen existirt aber ein deutlich abgegrenztes helles Embryonalfeld. Es ist ansehnlich gewachsen und seine Ausdehnung im Verhältniss zu der Grösse der Keimscheibe z. B. des Huhnes sehr beträchtlich. Die periphere Körperanlage des Reptils, die Area vasculosa, rundlich (vergleiche die entsprechende Anlage auf der Keimhaut des Hühnchens), zieht sich nicht in die Länge, wie man dies doch nach der Form der axialen Anlage erwarten sollte. Die Area vasculosa fällt bei dem Reptil um so mehr auf, weil die Area vitellina alba viel deutlicher hervortritt, wie bei dem Huhn: ein heller breiter Kreis, den Strahl als „Zona intermedia" bezeichnet (Nr. 53, Fig. 1 und Fig. 22).

Nach meiner Auffassung folgt dann der gelbe Dotterhof Area vittelina flava, während Strahl dasselbe Gebiet „Keimwall" nennt, und dorthin also offenbar den Randwulst der Keimhaut verlegt.

Wenn man die ganze Reihe der auf der Fläche sichtbaren Keimhautorgane vom Vogel und Reptil nebeneinander stellt, so kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die zweite helle Zone ein zwischen Area vasculosa und Area vitellina flava eingeschobenes helles Gebiet darstellt Fig. 2), das dem Vogel nicht gänzlich fehlt, jedoch nur schwach entwickelt ist, ein embryonaler Theil der Keimhaut, der bei den Vögeln abortiv wird. Eine Entscheidung darüber, was Randwulst und später Area vasculosa bei den Reptilien sei, ist für die Lehre von der Bedeutung der Keimhautorgane nicht unwesentlich, doch verzichte ich hier auf eine weitere Erörterung dieser Angelegenheit und bemerke nur, um Missverständnissen zu begegnen, dass jenes Gebiet, das ich gelben Dotterhof, Area vitellina flava (Fig. 3, A. v. flava) nenne, von Strahl als Keimwall = Randwulst betrachtet wird.

Daraus ergeben sich manche Verschiedenheiten, die eine spätere einlässliche Discussion nothwendig machen werden. In der Herleitung des Blutes sind wir, glaube ich, was die topographische Seite der Frage betrifft, vollkommen einverstanden. Weder er noch ich denken daran, von dem Rand bei A. v. flava (s. meine Fig. 2, oder bei Strahl Nr. 7, Fig. 1 *Kw.*) die Keime für das Blut herleiten zu wollen. Aber sobald sein Keimwall (als Randwulst) streng der Bezeichnung entsprechend aufgefasst wird, müssen Missverständnisse entstehen. Dort, wo die Gefässe in der Keimhaut von Lacerta agilis auftreten, befand sich ursprünglich der Randwulst, dort war die Urmundlippe, der Umschlagrand, dort beginnt die Entstehung des Blutes. Was weiter gegen die Area vitellina flava sich bemerkbar macht: die Area vitellina alba ist hervorgegangen aus einer keilförmigen Zellenmasse, die ähnlich hier, wie bei dem Hühnchen sich gegen den Dotter vorschiebt. Uebrigens ist das Gebiet des weissen Dotterhofes auch bei Lacertiliern von wechselnder Breite. Was gerade Lacerta agilis so besonders geeignet macht für die Erörterung dieser Blutfrage, ist der grosse Abstand der Area vasculosa von dem Embryo einerseits und der Area vitellina flava andererseits. Der Gefässhof liegt ganz isolirt.

vasculosa. Scheint auch auf den ersten Augenblick das Gegentheil der Fall zu sein, so als ob die Anlage des Mesoblasts sich bis in den Randwulst ausbreite, in Wirklichkeit ist dies nicht der Fall, die Amnionsfalten scheinen ihn daran zu hindern. Der tiefere Grund ist wohl der, dass die axiale Anlage wegen ihrer Zunahme in der Dicke und durch ihr Emporsteigen über die Ebene der Keimhaut das ganze vorhandene Zellenmaterial an sich reisst. Sie verdichtet in einem bestimmten Zeitabschnitt alles, was zwischen Ekto- und Entoblast sich von Mesoblastzellen aufgespeichert hatte. Erst dann, wenn sich endlich eine parietale und viscerale Lamelle abgespaltet hat, und damit der Mesoblast nach unserem Begriff, ebenso wie das embryonale Coelom angelegt sind, geht das Wachsthum auch in die Breite und erreicht auch die Area vasculosa. In derselben Weise verläuft zwar auch der Process der Mesoblastanlage und der Mesoblastvollendung bei dem Hühnchen, allein die Vorgänge sind um vieles schwerer auseinander zu halten wegen des rapiden Verlaufes der Entwickelung.

Um die Unabhängigkeit der Anlage der Area vasculosa von dem Mesoblast klarzustellen, erlaube ich mir darauf hinzuweisen, dass sich nach Abschluss des Furchungsprocesses folgende Etappen während der Keimentwickelung der Lacertilier festhalten lassen.

1. Stadium: Die Existenz des Ektoblastes Fig. 12 und der Urmundlippe (Fig. 12 *u*).

2. Stadium: Die Existenz zweier Keimblätter mit Area pellucida und Area opaca, letztere mit Randwulst deutlicher (Fig. 13).

3. Stadium: Scharf durch den Randwulst umgrenztes Embryonalfeld, Canalis neuro-entericus, Medullarrinne. Auftreten der Mesoblastanlage.

4. Stadium: Beginnende Abschnürung des Kopfendes; scharfe Trennung der axialen Anlage von dem Embryonalfeld, Verschmälerung der Medullarrinne, Anlage des Herzens. 3.—4. Urwirbel. (Fig. 14).

5. Stadium: Fortschreitende Abschnürung des Keimes, weitere Schliessung des Medullarrohres, Auftreten von zusammenhängenden rothen Bluthaufen und Fortschreiten derselben nach der axialen Anlage, und Verbindung der axialen und peripheren Körperanlage (Fig. 2).

Die Aufstellung dieser Stadien geschah im Anschluss an die Unterscheidung verschiedener Stufen bei dem Hühnchen. Ein solcher Versuch hat für die Lacertilier, wie sich denken lässt, manche Schwierigkeiten, er ist hier lediglich zu dem Zwecke leichterer Verständigung unternommen, nachdem es sich ja darum handelt, den Unterschied zwischen axialer und peripherer Körperanlage hervorzuheben, und den Zeitpunkt der späteren Verbindung beider, wenigstens annähernd zu bestimmen.

Die Fig. 14, Taf. XVI enthält für meine Angabe eine hinreichend scharfe Bestätigung. In der Area vasculosa, in der doch schon Blutzellenhaufen existiren, giebt es manche Stellen, z. B. an der seitlichen Peripherie noch ohne Mesoblastzellen. Diese sind in allmählichem Fortschreiten begriffen, allein sie haben weder die Grenze des Embryonalfeldes überschritten, noch die der Area vasculosa erreicht.

Strahl (54a) beobachtete bei Embryonen mit Markrinne und Gefässhof eine Kopfscheide nur aus Ekto- und Entoblast bestehend. Kein Mesoblast war in ihr enthalten. Ich habe das nämliche Verhalten noch bei älteren Embryonen (bis zu vier Urwirbel) namentlich noch im Bereich des Kopfendes constatiren können. Obwohl wir beide bezüglich der Ableitung der Blutanlage, soweit sich beurtheilen lässt, nicht übereinstimmen, herrscht gleichwohl kein Gegensatz bezüglich des wichtigen Fundes, dass zwischen dem Mesoblast z. B. in dem Kopfgebiet des Reptils und der späteren Area vasculosa eine Zone des Embryonalfeldes liegt, in der jede Spur sowohl von Mesoblast als von Abkömmlingen des Akroblastes fehlt. Gerade das ist aber eine Erfahrung, welche für die getrennte Anlage dieser beiden Primitivorgane in die Wagschale fällt.

Die in der Fig. 14 roth tingirten, zwischen Ekto- und Entoblast befindlichen Zellen in dem Bereich der Area vitellina alba, der Area vasculosa und Aerea embryonalis sind Akroblastelemente, welche aus dem Gebiete des Randwulstes stammen.

Die Area vasculosa, welche an der Stelle der Area opaca entsteht, wird angelegt ohne Mesoblast, sie wächst durch mehrere Stadien hindurch ohne Mesoblast, sie ist, wie die später von ihr ausgehende Blutbildung, unabhängig von demselben, also ein Organ sui generis.

Auf die feste Begründung dieses Satzes kommt Alles an. Wenn der Mesoblast durch eine Reihe von Entwickelungsstadien hindurch sich nicht an der Bildung der Area vasculosa betheiligt, und selbst dann noch nicht eingreift, wenn die Blutbildung schon im Gange ist, dann wächst mehr und mehr die Berechtigung, von einer peripheren Körperanlage zu sprechen.

Ich kann hier auch auf Kupffer verweisen, und zwar auf Längsschnitte durch Keimhäute des 3. Stadiums von Lacerta agilis, Emys europaea und Coluber aesculapii (49) (Figg. 14, 15, 16 und 17). Bei keinem erstrecken sich die Mesoblastzellen über den eigentlichen Embryonalschild hinaus. Das Gebiet des Randwulstes bleibt frei noch zu einer Zeit, in der die drei Keimblätter im Bereich des Canalis neuro-entericus und der axialen Anlage schon längst deutlich unterscheidbar sind. Ehe noch die Zellen des Mesoblast die Area vasculosa erreichen, sind schon die blutbildenden Elemente dort in voller Thätigkeit. Was man bisher immer und lediglich nur durch die Mesoblastzellen vollbracht sehen wollte, geschieht in jenem

Gebiet ohne dieselben. Es sind eben andere Elemente, welche das Blut bilden und diese können „peripherische Körperanlage“ benannt werden, wenn ein topographischer Ausdruck beliebt, oder Poreuten, wenn ihr histogenetischer Werth angedeutet werden soll.

Einige literarische Notizen zu den obigen Erörterungen.

Was bisher über die erste Entstehung der Gefässe mitgetheilt wurde, ist an sich nicht neu. Dennoch musste es in dem neuen Zusammenhang hier aufgeführt werden. Denn das schon längst Bekannte ist unter der Fülle verschiedener Fragen, welche die His'sche Parablasttheorie angeregt und unter der Fülle der mikroskopischen Detailarbeiten beinahe übersehen worden. Die erste Entstehung des Blutes in der Area vasculosa ist also eine bekannte Thatsache, welche nothwendig weitere Schlussfolgerungen herausfordert. Früher wurde dieses Entstehungsgebiet der Blutgefässe topographisch schärfer betont, als heute. Einige Zeugnisse aus früheren entwicklungsgeschichlichen Arbeiten mögen hier deshalb einen Platz finden, um die Thesis einer peripheren Körperanlage, dieser Geburtsstätte des Blutes mit dem Lichte der Literatur noch schärfer zu beleuchten.

Ich greife die Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere von Rathke (14) heraus. Da ist S. 41 folgendes zu lesen: „Nach Beobachtungen, die besonders an Hühnereiern angestellt worden sind, beginnen sich in dem Embryo der Wirbelthiere Blutgefässe früher, als das Herz zu bilden, was insofern merkwürdig sein dürfte, als sich bei manchen wirbellosen Thieren z. B. bei den Würmern ein Blutgefässsystem entwickelt, ohne dass bei ihnen jemals ein Herz hinzukommt. Die ersten Blutgefässe erscheinen in dem Gefässhof . . . . Erst später als in dem Gefässhof machen sich die Blutgefässe in dem durchsichtigen Fruchthofe bemerklich.“ — In den Monographien Rathke's kehren selbstverständlich dieselben Angaben wieder, theilweise etwas ausführlicher. So erwähnt er von der Keimhaut der Emys europaea (50 S. 13) den durchsichtigen Hof, den Gefässhof und einen sehr schmalen Dotterhof. Derjenige Theil der Keimhaut, welcher die beiden letzteren darstellte — (also die Area opaca und den weissen Dotterhof) war dicker und undurchsichtiger als der andere Theil (Embryonalfeld und axialer Theil), und hing mit dem Dotter so innig zusammen, dass er sich von diesem nicht entfernen liess, ohne zu zerreissen: dagegen besass der innere Hof eine grosse Durchsichtigkeit und lag dem Dotter nur lose auf. — Ich habe die feine Beobachtung Rathke's über die innige Verbindung der Area opaca hier abgedruckt, weil sie ebenfalls die auffallende Verschiedenheit dieser peripheren Keimhautzone gegenüber der centralen hervorhebt.

Die ganze Reihe der späteren mikroskopischen Beobachtungen stimmt mit dieser einfachen und werthvollen Angabe überein.

v. Baer hat der Ausbildung des Blutsystems, wie er selbst (2) bemerkt, nicht in allen Momenten folgen können, und er beruft sich auf Pander,[1] der die von C. Fr. Wolff zuerst beschriebenen Blutinseln vortrefflich abgebildet hat. Aber das wird ausdrücklich hervorgehoben, dass er im Gefässhofe schon Blutinseln sah, wenn er im Fruchthof noch nichts davon entdecken konnte. Mit der Bestimmtheit des sicheren Beobachters konstatirt er ferner, dass in dem Fruchthof (Embryonalfeld) etwas fliesst, was zuerst ungefärbt ist (!), und dass sich in demselben gar keine Blutstropfen bilden. Im Herzen strömt einige Stunden hindurch eine ganz helle Flüssigkeit, die nicht etwa nur deshalb ungefärbt scheint weil ihre Quantität gering ist; denn zu derselben Zeit sind schon rothe, oder wenigstens gelbe Blutinseln im Fruchthofe. Ich setze diese letztere Angabe hierher, welche v. Baer „nicht ohne grosse Bedenklichkeit" gab, weil sie ein neuer Beleg ist, für die Existenz von Lücken, gefüllt mit ungefärbter Flüssigkeit, in welche erst später die rothen Blutkörperchen eindringen.

In den Arbeiten Bischoff's (19, S. 120) ist eine Bemerkung, die offenbar hierher gehört, weil sie mir das Recht giebt, die Area opaca als eine periphere Körperanlage zu deuten, sobald es nachgewiesen ist, dass in ihr das Blut und die Blutgefässe entstehen. Offenbar ist man zu diesem anscheinend sehr weitgehenden Ausdruck vollkommen berechtigt. Wenn die axiale Anlage ohne Blut als keine vollkommene Embryonalanlage gelten kann, weil ihr eben das Blut, die Grundbedingung aller Lebensfähigkeit höher organisirter Thiere mangelt, und wenn dieses Blut auf einem anderen Gebiet der Keimhaut entsteht, so hat man zweifellos hinreichenden Grund, gerade jenes als periphere Körperanlage zu bezeichnen.

Die Bemerkung Bischoff's lautet: „Herz und Gefässsystem erscheinen bestimmt später als die ersten Anlagen des Embryonalkörpers," also auch hier die Angabe getrennten Ursprunges.

Ich kann diese literarische Rundschau nicht abschliessen ohne einen Autor anzuführen, der bei der Frage über die Herkunft des Blutes gehört werden muss. Kölliker (11, S. 161) erklärt die Area vasculosa und die angrenzenden Gegenden der seitlichen und hinteren Theile der Area pellucida als die erste Keimstätte der Gefässe. „Was endlich die erste Blutbildung betrifft, so fällt diese fast ausschliesslich auf die Area

[1] Die Pander'schen Tafeln geben mit der äussersten Gewissenhaftigkeit die Ausdehnung der axialen Anlage, des Embryonalfeldes und der Area opaca mit den am Rande zuerst entstandenen Blutinseln.

vasculosa, und kommt nur noch in beschränktem Maasse in den hinteren Theilen der Area pellucida vor.“ Trotz dieses Ausspruches finden wir ihn unter den Gegnern der Parablast- und Mesenchymtheorie. Allein ich betone wiederholt: wenn der Mesoblast aus Differenzirung von einem der beiden primären Keimblätter her entsteht, so muss die übrige selbständige Zellmasse, welche in den Randschichten (s. meine Figg. 3—8 oder 19—22) der Keimscheibe auftritt und nach der axialen Anlage hinwandert, als eine zweite Quelle von Zellenmaterial angesehen werden, und Alles spricht dafür, dass dasselbe für die Blut- und Stützsubstanzbildung verwendet werde.

Zu dieser Ansicht sind auch schon andere gekommen, denn was heisst es denn: im Laufe des zweiten Bebrütungstages breitet sich der Mesoblast weiter aus und kommt in die Area opaca!! Das hat Remak angegeben, u. u. A. Disse (25) auf's Neue hervorgehoben. Der Mesoblast kommt also erst am zweiten Bebrütungstage dorthin, wo das Zellenmaterial, aus welchem das Blut hervorgeht, schon längst aufgehäuft liegt. Diese elementaren Zellen der Area opaca, schon längst beschrieben, sind Akroblasten, und das aus ihren Nachkommen an Ort und Stelle entstandene Blut wandert in den blutlosen Embryo später ein.

Man kann also schon auf Grund makroskopisch erkennbarer Vorgänge die folgenden Sätze aufstellen:

1) Dasjenige Organ, in welchem das Blut entsteht, liegt an der Peripherie der Keimhaut.

2) Der Mesoblast hat keinen Antheil an der ersten Anlage der Area vasculosa, d. i. des Blutes und der Gefässe.

Wenn wir auch nicht mehr wüssten, als dass das Blut nicht in dem Embryo entsteht, sondern an der Grenze der Keimhaut, daraus schon allein müsste man die weittragende Schlussfolgerung ziehen, dass das Mesoderm aus zwei verschiedenen morphologischen Theilen besteht.

II. Mikroskopische Analyse der Area vasculosa und des Embryonalfeldes in Bezug auf die Entwickelung des Blutes und der Gefässe.

Die mikroskopische Analyse der Area vasculosa wird für unseren Zweck am besten in demselben Stadium beginnen, das oben in seinem makroskopischen Verhalten die Grundlage bildete. Sobald einmal gelbe Blutinseln aufgetreten sind, bestehen für die Beschreibung der Bilder geringere Schwie-



rigkeiten als in früheren Entwickelungsstadien. Bisher war nur von dem Blut die Rede, allein man hat sich zumeist daran gewöhnt, stets gleichzeitig die Bildung der Gefässe in's Auge zu fassen, weil es bei dem Hühnchen den Beobachtern scheinen will, als träten sie gleichzeitig auf.

Die gefärbten Stellen bestehen nach Kölliker (10) aus Anhäufungen rundlicher Zellen, „welche an der Wand schon wegsamer Gefässe ansitzen. Die Bahnen bestehen aus dünnen weichen Röhren, aus einer einzigen Lage polygonaler Zellen, die gegen das Gefässlumen zu, mehr oder weniger bauchig hervortreten. Diese Endothelröhren legen sich als solide Zellstränge an, und werden, was mit den Darstellungen von Remak und His übereinstimmt, nachträglich hohl." Von nicht geringerer Wichtigkeit ist die weitere Erklärung, dass sich diese Verhältnisse bei Keimhäuten von 20 bis 24 Stunden in den Randtheilen der Area vasculosa leicht beobachten lassen. Aehnlich drückt sich Disse aus bezüglich der cylindrischen oder unregelmässig begrenzten Massen (Blutinseln) und auch bezüglich der Entstehung der Gefässe. Lautet der Satz auch anders (25, S. 584) insofern als er ein besonderes Gefässblatt annimmt, das übereinstimmende der Auffassung liegt nach seiner Ansicht doch darin, dass eben eine Gefässplatte die Gefässe formt, in welche die Blutzellen schliesslich eindringen.

Sagt er doch selbst (S. 587) „Kölliker leitet den blutbildenden Mesoblasten ab aus der Area pellucida, während ich sein Auftreten auf die Zellen des Randwulstes zurückführe. Da ich aber dieselben ebenso auf Furchungszellen zurückführen muss, wie die übrigen Zellen des Keimes, so erscheint diese Differenz, ob es sich um centrifugales oder um appositionelles Wachsthum des Mesoblasten handelt, nicht als eine principielle." Disse ist hierin auf halbem Wege stehen geblieben, er bezeichnet die Differenz als eine nicht principielle, die nach allen Richtungen hin doch eine principielle ist. Denn er weist für das Hühnchen mit überzeugenden Belegen nach, dass das Blut und eine Schicht von Zellen, die er Gefässplatte nennt, in der Area opaca entstehe. Er verfolgt der Gefässplatte Wanderung nach der Area pellucida hin Schritt für Schritt bis zu jenem Zeitpunkt, wo sie mit dem Mesoblasten zusammentrifft, er beweist ihre Entstehung fern ab von der axialen Körperanlage in dem Randwulst (Keimwall) mit einer Fülle von zutreffenden Einzelheiten, er zeigt den Beginn der Entstehung schon da, wo in der axialen Anlage überhaupt noch gar kein Mesoblast existirt, und bringt so die stärksten Stützen für die Annahme einer peripheren Körperanlage, die das Blut bildet (peripherer Abschnitt des Mesoderms von His), dennoch bleibt er auf halbem Wege stehen und vollzieht nicht jene Trennung, die thatsächlich im Wesen der Dinge begründet, die His wiederholt urgirt, und die im Interesse der Klärung des Standpunktes unerlässlich ist. Denn wir stehen in der Area

vasculosa auf einem anderen Theil der Keimhaut, als in der Area pellucida oder in dem axialen Theil der Embryonalanlage Man darf unter mittlerem Keimblatte nicht völlig verschiedene Dinge zusammenfassen. Den Randtheil des paarigen Keimblattes als Mesoblast zu bezeichnen, ist, nachdem wir einen so tiefen Einblick in die Formverhältnisse der Keimscheibe erlangt, nach meinem Dafürhalten nicht länger mehr gestattet.

Der Randwulst ist nicht einfach der Randtheil der beiden primären Keimblätter. Dazwischen liegt noch eine Zellenmasse. Diese dazwischen befindliche Zellenmasse machte ja gerade das Wessen des Randwulstes aus, sie geht in ihrer Genese dem mittleren Keimblatt weit voraus und sie enthält gar keine mesoblastischen Elemente. Sobald man diese Auffassung als gerechtfertigt ansieht, scheint es mir aber denn doch an der Zeit, den Randwulst und was aus ihm hervorgeht, nicht mehr als eine Bildung des Mesoblasten zu bezeichnen, sondern von einem Gebrauch dieses Wortes für all' jene Gebilde der peripheren Zone Abstand zu nehmen, die als Theile eben dieses Wulstes, des Akroblastes, anzusehen sind.

Der neueste Versuch, diesen gordischen Knoten zu lösen, ist meiner Ansicht nicht gelungen. Waldeyer sucht (Archiblast S. 75) die Schwierigkeit dadurch zu beseitigen, dass er einen primären und secundären Mesoblasten unterscheidet. „Der primäre ist derjenige, welcher von den beiden primären Keimblättern hergestellt wird.

Das Gebiet des Mesoblasten, welches hauptsächlich von parablastischen Elementen durchsetzt wird, ist der secundäre Mesoblast, aber diesen secundären Mesoblasten kann man eigentlich kaum mehr ein Keimblatt nennen.“ So ist also „der Mesoblast ein bunt zusammengewürfeltes Gebilde“, und resignirt beugt sich Waldeyer vor dem unter solchen Umständen naheliegenden Schluss, dass die Keimblätter für die Histogenese des Embryo keine einschneidende Bedeutung haben. Derselbe Gelehrte, welcher von entwickelungsgeschichtlichen Gründen ausgehend, das Princip durchführte, dass die Gewebe ihren Charakter nicht mehr verändern, wenn sie einmal in der Embryonalanlage sich in die verschiedenen Blätter des Keimes differenzirt haben, erklärt jetzt, dass dieselben Keimblätter für die Histogenese keine Bedeutung hätten.

Wenn aus dem ungefurchten Dotter alles mögliche werden kann, dann freilich. Wenn die zweifelhaften Gebilde aus dem passiven Rindenprotoplasma, und die völlig unbestimmbaren Stränge der Keimfortsätze physiologisch ebenso viel werth sind wie die Furchungskugeln, dann mögen wir unsere frühere Anschauung und Alles was die Embryologie der Wirbelthiere nach dieser Seite hin gelehrt, in den Papierkorb wandern lassen.

Halten wir aber einstweilen fest, was so eben sich ergeben hat: es existirt nur ein Mesoblast, der zum Aufbau der axialen Körper-

anlage dient. Getrennt von ihm ist die periphere Körperanlage, der Akroblast, ebenfalls aus Elementen der Furchung, aber früher!! als der erste hervorgegangen, so bleibt uns doch eine mühsam erworbene alte Errungenschaft unserer entwickelungsgeschichtlichen Studien, welche wir nicht ohne triftigen Grund als unbrauchbar wegwerfen sollten.

Die neueste, für die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens bedeutungsvolle Schrift Kölliker's (21 und 11) stellt sich in der uns berührenden Frage ebenfalls auf einen vollkommen negativen Standpunkt. „Die drei Keimblätter sind keine histologischen Primitivorgane, vielmehr hat jedes derselben die Fähigkeit, alle Hauptgewebe aus sich zu erzeugen." So wäre denn Alles eitler Wahn gewesen, was bisher in dieser Richtung gedacht und geforscht und gelehrt wurde und was die embryologischen Studien an den Wirbellosen mit solcher Klarheit bisher ergeben haben? In der That, wir haben es herrlich weit gebracht! Nur ein kleiner Rettungsanker wird dem Irrenden noch zugeworfen, der Mesoblast umfasst alle und jede Bindesubstanz, die Gefässe und das Blut, ferner bei den höheren Wirbelthiere die gesammte Musculatur, die serösen Säcke, den Harn- und Geschlechtsapparat, der Ektoblast bildet die Oberhaut und die zelligen Elemente der Oberhautgebilde und der Entoblast die gesammte Auskleidung des Darmcanales und die zelligen Elemente der Darmdrüsen." (21, S. 45.) Also etwas Weniges ist doch noch gerettet! Nun halten wir uns einstweilen noch an dieses Zugeständniss. Im Uebrigen steht für Kölliker fest, dass sich auf den Mesoblast Gefässe, Blut und Bindesubstanzen u. s. w. zurückführen lassen. — Wir befinden uns, das ist offenbar, in einem Circulus vitiosus, aus dem es scheinbar kein Entrinnen giebt. Sind wir glücklich an dem Rand der Keimscheibe auf ein blut- und stützsubstanzbildendes Organ gestossen, so schreckt uns irgend eine unerwartet auftauchende räthselhafte „secundäre" Sphynx wieder zurück. Doch versuchen wir es noch einmal.

Auf der Keimhaut existiren doch, das ist unleugbar, Unterschiede zwischen dem axialen und peripheren Theil, Unterschiede, welche His, und wie mir scheint doch mit vollem Recht, und schon oft betont hat und auf welche auch Rauber ein bedeutendes Gewicht legt (93). Diese Erkenntniss ist schon ein wesentlicher Fortschritt, den wir ausnützen sollten! Dabei kann die weitgehende Frage nach der Herkunft und Abstammung der letzten Zelle in diesem peripheren Theil ja wohl noch etwas bei Seite liegen bleiben. Man mag der geschworene Feind eines Parablastes sein, und kann doch Folgendes anerkennen: die Zellen, aus welchen Blut und Gefässe des Körpers sich bilden, entstehen nicht aus dem Mesoblast des Embryo, sondern sie haben ihren Ausgangspunkt in peripherisch liegenden Keimbezirken und treten später durch die sich bildenden Spalträume in den Körper ein. Man könnte, glaube ich, diesen Satz, der grösstentheils

von His herrührt (Parablast, S. 84) Wort für Wort acceptiren, denn das thatsächlich Beobachtete, ja zum grossen Theil auch dessen Deutung entsprechen sich. Es scheint mir zu einer Verständigung freilich nöthig, dass wir mit der Tradition brechen, und zunächst nur von peripherer Körperanlage, oder lieber doch sogleich von Akroblast sprechen im Gegensatz zu dem Mesoblast.

Doch wenden wir uns zu der mikroskopischen Betrachtung der Area vasculosa und damit zu der Betrachtung der Blutbildung! Das embryonale Blut besteht aus Rundzellen mit deutlichen grossen Kernen. Die Zellen erzeugen den Farbstoff in sich. Sie liegen dicht aneinander in den peripheren Theilen der Area vasculosa, zu grösseren oder kleineren Haufen geballt. In den Lücken der Zona pellucida sind sie später erst in kleinerer Zahl zu finden; näher der axialen Anlage sind sie die bereits vorhandenen Lücken mit seröser Flüssigkeit erfüllt, in welchen man nur bisweilen eine isolirte Rundzelle findet. Diese Lücken existiren noch bei dem Reptil im vierten und selbst noch theilweise in dem fünften Entwickelungsstadium lediglich zwischen Ekto- und Entoblast. Da fehlt jede Spur sog. mesoblastischer Zellen. Nichts deutet auf eine Endothelauskleidung, nichts berechtigt dazu, in diesem Stadium schon von Gefässen zu sprechen. Die geläufige Darstellung ist weder für die Reptilien noch auch für die Vögel zutreffend. Die Zellen sitzen nicht an der Wand schon wegsamer Gefässe, sondern in Lücken zwischen Ekto- und Entoblast. Die ersten wegsam gewordenen Bahnen sind keine Röhren und keine Wand aus einer einzigen Lage polygonaler Zellen besteht an ihnen (s. Fig. 6 und Figg. 16—18). Um diese Zeit, von der ich hier spreche, zeigen sich nur Lücken, offenbar zuerst nur mit seröser Flüssigkeit gefüllt. Gefässe und Blut entstehen nicht gleichzeitig, sondern nach einander. Ich constatire hier also: „Die Reihenfolge ist eine gegebene. Erst muss sich ein freier Spaltraum gebildet haben, dann dringen in diesen Zellen ein, welche den offenen Raum nur unvollkommen erfüllen,“[1] später kommt es dann zur Gefässbildung.

---

[1] Dieser Passus steht in dieser Form bei His (Parablast, S. 85). Das Uebersehen solch' prägnanter Stellen rührt wohl davon her, dass der eigene Widerspruchsgeist oft werthvolle Angaben unbeachtet lässt und unterdrückt. Das ist mir selbst mit dieser Stelle passirt, welche die werthvolle Erkenntniss der Zeitintervalle enthält. Ich las darüber hinweg, offenbar weil etwas von dem Parablasten darin steckt. — Der Autor beginnt nämlich den Satz: „Die Reihenfolge der parablastischen Invasion ist eine gegebene.“ Wer mit dem Parablasten nicht einverstanden ist, setze Blutzellen oder Poreuten und dann stimmt die Beschreibung des Sachverhaltes auf ein Haar. Also Poreuten wandern in die serösen Lücken, das ist der erste Akt um diese Zeit!!

Wenn Disse in seiner schönen Arbeit im Anschluss an den früheren Begriff von einem „Gefässblatt" spricht, so ist ihm zunächst entgegen zu halten, dass dies weder ein Blatt ist in demjenigen Sinne, den wir embryonalen Keimblättern beilegen: keine zusammenhängende Schichte, die sich blattartig ausbreitet, noch ist es im Beginn seines Auftretens mit „Gefässen" versehen. Bei ihm wiegt der Gedanke an eine blut- und gefässbildende Schichte vor, wie ihn Remak einst aufstellte, obwohl gerade die von ihm so scharf geschilderten ersten Vorgänge lediglich Zellenhaufen zeigen, die sich mehr und mehr zu Gruppen anhäufen. Das Stadium der serösen Lücken ist ihm nicht entgangen, ebensowenig wie Goette u. A., allein diese Forscher haben es nicht gebührend beachtet, jenes bedeutungsvolle Zwischenglied, das von Poreuten und dem Poreutenhaufen zu der weiteren Etappe hinüberführt, in welcher erst die Gefässe auftreten. Ihm schien also, sowie noch anderen Beobachtern, Blutbildung und Gefässbildung zusammenzutreffen, was doch nicht der Fall ist.

Man wird nun wohl sagen, das ist ja das nämliche, was wir Alle in der Hauptsache annehmen. Allein die Literatur giebt doch keine Belege für eine solche Einstimmigkeit. Immer taucht der Gedanke der Gleichzeitigkeit von Blut- und von Gefässbildung auf. Und doch sind es zwei ganz getrennte morphologische Akte, nach alle dem, was meine Erfahrungen zeigen. Nach der Meinung Remak's (15 a, S. 13) und vieler anderer Beobachter sollten sich z. B. die Gefässe in der Area vasculosa solide anlegen, d. h. die in der Axe liegenden Zellen würden Blutzellen, die peripheren die Gefässwand bilden. Aber das Wichtige des ganzen Vorganges besteht darin, dass diese beiden Processe sich nacheinander abspielen. Zuerst kommen in „Spalten" Zellen zum Vorschein, von denen noch völlig unentschieden ist, ob sie Blutkörperchen oder Gefässanlagen sind. Es sind noch nicht differenzirte Poreuten! Ich verweise auf die Figg. 16—18, da sind wandernde Zellen, Bindegewebskörperchen vergleichbar, isolirt oder in Ketten und Haufen. Aus diesen wird erst Blut, rothes Blut, aber in den vorliegenden Stufen können sie noch nicht als solches bezeichnet werden. Die Remak'sche Lehre der intercellulären Entstehung der Gefässe ist an sich ebenso unrichtig wie die Ansicht der intracellulären. Die erstere enthält aber doch thatsächliche Grundlagen, die sich weiter verwerthen lassen.

Ich meine nämlich die Beobachtung, dass Zellen die Gefässwand herstellen, dass einzelne dieser jungen Gebilde (Fig. 18 *m*) aus dem Haufen austreten und eine vorhandene Lücke begrenzen. Das ist das thatsächliche Verhalten, das ich Schritt für Schritt bei Reptilien verfolgen konnte. Das Wesentliche meiner Zuthat zu dieser ja von vielen als richtig angesehenen Deutung liegt darin, dass ich die Existenz indifferenter Zellen nachzuweisen vermag, lange ehe „Gefässe" auftreten, und zwar noch in einem vor-

gerückten Entwickelungsstadium, ohne dass sich eine Theilnahme mesoblastischer Zellen erkennen lässt, und dass ich z. B. in der Area pellucida Lücken constatiren kann, die mit Serum gefüllt sind, in welche zunächst Poreuten einwandern, d. h. Zellen, welche mit dem Mesoblast in gar keinem Zusammenhang stehen und in keinen zu bringen sind (Fig. 17 *m*).

Man hat die bezüglichen Beobachtungen vorzugsweise bei den Hühnchen angestellt, aber wegen des fast blitzartigen Geschehens stösst die Untersuchung auf die grössten Schwierigkeiten. Die Ereignisse folgen sich so schnell, dass die Entstehung des Blutes und der Gefässe den Eindruck der Gleichzeitigkeit macht. Die Reptilienkeimhaut lehrt, dass dies nicht der Fall ist. Wenn man dazu die Vogelkeimhaut beobachtet und auch an ihrer Area vasculosa die Deutung versucht hat, lässt sich jedoch manches begreifen. Der Gedanke einer intracellulären Entstehung des Blutes durch Abschnürung von der Innenwand der ersten Gefässe, welche aus „hohlgewordenen Zellen" hervorgehen sollten, ist besonders durch Klein (33 a) weiter ausgeführt worden. Die Vorläufer der Gefässe, diese hohlen Zellen, sollten entstehen durch Vacuolenbildung in einzelnen Zellen des mittleren Keimblattes. Die spärlichen Blasen mit dem Protoplasma und einem Kern von der ursprünglichen Mesoblastzelle herrührend vergrösserten sich. Der Zellkern theilte sich, die jungen Kerne legten sich an die Wand der aus Protoplasma befindlichen Vacuole, und damit wäre der erste Gefässraum entstanden, hohl, mit einer Endothelbekleidung versehen. Von der Wand der so entstandenen Zelle käme das Blut. Kerne und Protoplasma der Endothelblase proliferirten. Die junge Brut fiele in die Blase und die jungen Zellen würden zu jungen Blutzellen. Im Princip stimmt Balfour mit einer Entstehung des Blutes und der Blutgefässe auf intracellulärem Wege überein und zwar sind es eben auch „Mesoblastzellen", am inneren Rande des dunkeln Fruchthofes (1, S. 146) zwischen Keimwall und Ektoblast.

Meine eigenen Beobachtungen sind an Keimhäuten des Hühnchens begonnen und an denen der Eidechse vervollständigt. Da zeigt sich nun sehr evident, dass die intracelluläre Form der Entstehung in keiner Weise haltbar ist. Ich kann weder Vacuolenbildung in Zellen wahrnehmen, noch finden sich Beweise für die Annahme, dass Mesoblastzellen sich zu Endothelblasen aufblähen. Denn wie man diese Meinung auch deuten mag, schliesslich bestände der Process doch darin, dass erst die Gefässe als Endothelröhren entstehen, die sich dann von der Gefässwand aus mit jungen Blutzellen, den Nachkömmlingen der Endothelzellen, füllten. Seitdem ich gesehen habe, dass erst die Spalten entstehen, dann die Zellen einwandern und später erst der schon vorhandene und schon mit Serum und mit Poreuten gefüllte Raum zu einem Gefäss in histologischem Sinne um-

gewandelt wird, muss ich die Bildung der Gefässe als eine secundäre, wenn auch hochwichtige Rolle betrachten, welche den Zellen des Akroblast zufällt. Sie sind die Bildner, sie sind zuerst vorhanden, ohne Gefässblatt, ohne Mesoblast vollbringen sie die That.

Hat sich doch bei der Knochenfischentwickelung ebenfalls zeigen lassen (Gentsch), dass der Dottersack in jener Region,[1] in welcher die ersten Blutzellen entstehen, durchaus keinen Mesoblast enthält (58). Es finden sich nur zwei Schichten, der Ektoblast, aus einer Doppellage schlanker spindelförmiger Zellen bestehend, und jene Schichte, welche Kupffer „Paraderm" nennt. „Der Mesoblast hört mit scharfem Rande lateralwärts vom Embryo auf." Das ist ein schwerwiegender Doppelbeweis, dass die Blutzellen ohne Gefässe entstehen, und dass diese Vorgänge sich abspielen ohne Mesoblast.

Dieselbe Reihenfolge der Vorgänge lässt sich ohne grosse Schwierigkeiten bei der Eidechse feststellen, die Anstrengung, dasselbe an der Keimhaut des Hühnchens zu erreichen, ist im Vergleich damit enorm. Vor dem Auftreten der ersten Muskel-Segmente an (3. Stadium von His) muss die Area vasculosa Schritt für Schritt verfolgt werden.

Die Erscheinungen, denen man später begegnet, sind besser bekannt. Schon Remak (15a, S. 21, § 42) bemerkt, dass manche Wandzellen sehr stark in die Gefässwand hereinragen, und diese Angabe kehrt u. A. bei Klein (33a, S. 37 ff.) in etwas anderer Form wieder (namentlich in der Fig. 11 der Taf. III dargestellt).

In anderen Fällen würde der Process umgekehrt ablaufen. Eine Zelle vergrösserte sich, die Kerne theilten sich, der centrale Theil derselben färbte sich schliesslich gelb, während sich eine Randschichte, feinkörniges Protoplasma im Umkreis anlagerte, das in ziemlich regelmässigen Abständen helle oblonge Kerne eingebettet enthielte. In dem einen Fall bildete sich also das Endothel zuerst, in dem anderen zuletzt. Dort stammten die Blutkörperchen streng genommen von den ersten Gefässen ab, hier von proliferirenden Zellen des Mesoblast.

Ich verkenne nun durchaus nicht, dass sich Bilder finden, welche eine solche Deutung zulassen, z. B. Räume, die buckelförmige Auswüchse von der Grösse einer farblosen Blutzelle besitzen, wie solche ja auch Remak schon abgebildet hat, (Taf. III, 27 E.); allein um die 26.—36. Stunde, welche Klein vorzugsweise zum Ausgangspunkt genommen hat, ist die Häufung der Theile schon so ausserordentlich complicirt, dass eine Entscheidung unmöglich ist. Man muss auf Stadien unmittelbar nach der Anlage der Me-

[1] Gentsch hat diese Arbeit unter Kupffer's Leitung angestellt und noch werthvolle Literaturangaben beigefügt bezüglich der „Couche hematogène" C. Vogt, Lamina haematogenea (Aubert) Lereboullet, Kupffer.

dullarrinne zurückgreifen und vor Allem auf Reptilien. Wenn nun dort nur mit Flüssigkeit gefüllte Spalträume auftreten, dann Wanderzellen und dann endlich erst Blutzellen, so muss man dem Augenschein entsprechend doch zu dem Schluss kommen:

1) dass an diesen Stellen das Endothel nicht die Blutzellen erzeugt,

2) dass kein Mesoblast sich überhaupt weder an der Bildung des Blutes noch an derjenigen der Gefässe betheilige.

Damit ist schon eine feste Grundlage für die weitere Untersuchung gewonnen.

Betrachten wir noch die Zellenballen in der sog. Area vasculosa. Sie sind oft von ausserordentlicher Grösse $^1/_6$ mm im Durchmesser, also mit freiem Auge sehr gut sichtbar, andere haben nur $^1/_{30}$ mm Durchmesser und in dem kurzen $^1/_{45}$—$^1/_{50}$. Bisweilen haben sie (Fig. 6 *p'*) das Aussehen von Riesenzellen, da findet sich auch oft eine rundliche Zelle in einer der kleinen Spalten, mitten in der Zona pellucida, tiefdunkel durch Alaun-Karmin gefärbt, begrenzt von platten Spindeln (Fig. 9 und 10) der von dem Randwulst her eingedrungener Wanderzellen (Figg. 13, 14, 17 und 18). Diese Elementarzellen vermehren sich und dringen weiter und weiter. Das sind jene Bilder, die alle Embryologen kennen, und die nach allen histologischen Handbüchern bei allen Vorgängen der Blutgefässebildung durch anastomosirende Zellen wiederkehren. Sie sind kein Beweis für die Entstehung aus Mesoblastzellen, sondern lediglich für die in Vermehrung begriffenen Poreuten.

Offenbar ist Balfour von der Ansicht, die er früher (20a) hatte, zurückgekommen, denn im Ganzen tritt er jetzt Disse bei. Er betont, dass der Mesoblast an dieser Stelle vorzugsweise (!!) von Zellen abstamme, welche sich um die Kerne des Randwulstes (!!) ergo in diesem gebildet haben. Das ist ein bedeutungsvolles Zugeständniss; denn Disse hatte mit aller Bestimmtheit schon ausgesprochen, dass die Blutzellen ohne Mesoblast entstehen.

Diese unvollständige Umschau in der Literatur lehrt deutlich, dass eine Entscheidung über die erste Entstehung des Blutes noch fehlt. Intra- oder intercellulär, zwischen diesen beiden Entstehungsarten schwanken die Anschauungen hin und her. Ob man 20 Stunden nach der Bebrütung oder zwei Tage später erst untersucht, immer sind schon Ballen von Rundzellen vorhanden, welche in diesem Stadium entweder auf Mesoblastzellen, oder auf Zellen einer Gefässplatte zurückgeführt werden.

Als Resultat der mikroskopischen Ausbeute kann aber Folgendes gelten:

1) Die sog. Blutzellenballen entstehen nicht in der Zona pellucida, dem Embryonalfeld, auch nicht in der axialen Körperanlage, sondern peripher.



2) In dem Embryonalfeld treten helle, mit Flüssigkeit gefüllte Spalten auf, welche noch keinen endothelialen Ueberzug aufweisen, sondern lediglich durch Auseinanderweichen der beiden primären Keimblätter entstehen.

3) Von den in und an der Area vasculosa entstandenen Zellenhaufen reissen sich einzelne elementare Zellen, Poreuten, los und gelangen in das Innere dieser Spalten.

4) Diese isolirten in die Spalträume der Area pellucida vorgedrungenen elementaren Zellen vermehren sich.[1]

Auf den Punkt Nr. 2 müssen wir noch erläuternd zurückkommen. Es scheint mir vor Allem wichtig, den Unterschied zwischen Lücken und Gefässen zu betonen. Jene Lücken, welche man in Keimhäuten des Hühnchens von 20—24 Stunden findet, sind Spalträume, aber keine Gefässe. Ein Gefäss liegt erst dann vor, wenn ein deutlich erkennbarer Endothelüberzug nachweisbar ist.

Durch die falsche Anwendung des Wortes „Gefäss" sind schon viele Missverständnisse entstanden, und das ist auch wiederholt geschehen bei der Schilderung von der Entstehung der Blutbahnen. In der Keimhaut besitzen diese zuerst die Natur von Spalten und Lücken, und erst später erhalten sie, wie schon erwähnt, den histologischen Ausbau. Der Zeitpunkt, wann dies geschieht, braucht hier nicht genauer bestimmt zu werden, es genüge vorerst daran zu erinnern, dass erst mit einer gewissen Entwickelungshöhe der embryonalen Circulation und einer grösseren Zahl der elementaren Zellen die Umwandlung endothelloser Spalten in Endothelröhren sich vollzieht. Dies gilt von den Blutbahnen in der Area vasculosa und von denen der axialen Anlage des embryonalen Körpers. Auch in ihm kommt es erst zur Bildung von Spalten und Röhren, welche von Blut durchströmt werden. So legen sich die Aorten und die Aortenbogen erst als Canäle an, welche in der Körpermasse und in den Kiemenbogen frei werden. Der histologische Gefässcharakter ist eine secundäre Zuthat. Aus Lücken und Canälen werden endlich wirkliche Gefässe in dem histologischen Sinne des Wortes hergestellt. Bilder, wie meine Fig. 23, werden in der Regel als jugendliche „Gefässe" bezeichnet. So erscheinen sie in der Area vasculosa und embryonalis, und unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Wer kennt sie nicht? Aber sie stellen erst die Vorstufe der Gefässe dar. In Lücken, ich habe die Zellengrenzen hinzugezeichnet, Fig. 23, schieben sich die Protoplasmamassen, theilend, vermehrend fort, wer kann sagen, was in den Strängen der Area embryonalis eine Blut-

[1] Die Existenz seröser Spalten in der Area pellucida ohne Inhalt von Blutzellen, hat Disse veranlasst, eine sehr complicirte Erklärung dieser Spalträume zu geben (25, S. 145), die nicht vollkommen zutreffend ist.

oder eine Gefässzelle sei? Erst später tritt die Arbeitstheilung hervor, oder um mich physiologischer auszudrücken, die Individualisirung des elementaren Gebildes.

Zu dieser Fig. 23 liefert Fig. 18 ein entsprechendes Seitenstück aus demselben Gebiet, im Durchschnitt. Zwischen Ekto- und Entoblast liegen die elementaren Zellen. Ich bin noch nicht im Stande, Gefässe und Blut zu unterscheiden.

Vielleicht gelingt dieses nach verbesserten Methoden. Zur Zeit glaube ich wohl noch im Rechte zu sein, von einem indifferenten Zustand der mikroskopischen Elemente in dem Bereich der Area vasculosa zu sprechen.

III. Entoblast oder Paraderm?

Ehe die Besprechung des Randwulstes, seine Entstehung und Zusammensetzung statt finden kann, um den Nachweis von dem Auftreten von Wanderzellen in demselben zu führen, ist vorerst die oben gestellte Frage zu beantworten.

Die Ansicht von einer directen Wechselbeziehung zwischen den Elementen des weissen Dotters und dem Entoblast ist schon wiederholt ausgesprochen worden. Man versteht darunter die Betheiligung von Dotterzellen an seinem Aufbau. In anderer Form ausgedrückt bedeutet das nichts Geringeres als den Eintritt von ungefurchten Theilen des Eies in die Reihe der durch die Furchung entstandenen Zellen. In letzter Instanz wären also Furchungskugeln und weisse Dotterzellen gleichwerthig und zwar physiologisch und morphologisch.

Eine solch' folgenschwere Entscheidung bedarf klarer Beweise. Waldeyer (98) sucht diesen Schwierigkeiten aus dem Wege zu gehen, indem er einen Dualismus in die Furchung hinein verlegt. Die Furchung sämmtlicher Eier derjenigen Thiere, bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt, läuft nicht in gleichmässiger Weise bis zu Ende ab, sondern man muss eine primäre und secundäre Furchung unterscheiden. „Die primäre zerlegte das Ei, soweit es überhaupt furchungsfähig ist, in eine Anzahl Zellen, welche reif zur Gewebebildung sind. Aus ihnen gehen dann die primären Keimblätter hervor. Ein Rest von unreifen Furchungszellen (bei den holoblastischen Eiern) oder von Eiprotoplasma, welches noch nicht in Zellform übergeführt wurde (bei den meroblastischen Eiern) bleibt übrig. Aus diesem Material vollzieht sich später eine weitere Zellenbildung, die secundäre Furchung. Ungeformte Protoplasmareste (Keimfortsätze) der meroblastischen Eier werden in Zellen abgetheilt.“

Jeder dieser Sätze enthält eine Thesis von grosser Tragweite. Wir dürfen nicht vergessen, dass der Ausdruck „secundäre Furchung" ja lediglich ein Wort ist, womit das Gewissen beruhigt werden soll. Ist's auch nicht eine Furchung ersten Ranges, so ist's doch noch immer eine, wenn auch nur eine secundäre.

Waldeyer spricht zwar in dem betreffenden Passus lediglich von Blut- und Bindesubstanzen, die aus solchem Material hervorgehen sollten, aber schon auf derselben Seite (52) erklärt er sich mit Lereboullet, van Bambecke, Kupffer und Goette, Scott und Osborn und Nuel einverstanden, welche mehr oder minder offenkundig derselben Ansicht seien und jeden Entoblast auch theilweise aus Dotterzellen hervorgehen liessen. Wir glauben ihm auf's Wort, wenn er dort erklärt „für mich besteht gar keine Schwierigkeit, zuzulassen, dass dasselbe protoplasmatische Material, welches die Parablastzellen erzeugt, auch dem Entoblast einen Zuwachs liefern könnte. So lange die Zelle noch den indifferenten Typus einer Dotterbildungszelle, bez. einer secundären Furchungszelle bewahrt, besitzt sie die Fähigkeit einer Umwandlung nach beiden Seiten." So ist es denn nur „selbstverständlich, dass diese anscheinend indifferenten Zellen doch schon für die eine oder andere Anlage prädestinirt sind."[1]

Man darf nicht übersehen, wie folgenschwer der Umschwung sein muss, sobald diese Anschauung in ihren letzten Consequenzen durchgeführt wird. Wir haben bei den meroblastischen Eiern, bei den holoblastischen selbstverständlich, den Entoblast bisher aus Zellen abgeleitet, welche der Furchung entstammen. Jetzt, nach dieser neuen Ansicht, wäre jede Dotterkugel im Stande, dasselbe zu leisten. Dem Dotter würden bei den höheren

[1] Die Schwierigkeit der Verständigung in dieser complicirten Angelegenheit ist abgesehen von den natürlichen Verwickelungen noch besonders deshalb so gross, weil der Begriff Dotterzelle auf sehr ungleichwerthige Gebilde angewendet wird. Bald versteht man darunter eine aus der Furchung hervorgegangene Zelle, bald die noch immer unvollständig aufgeklärten Kugeln des weissen Dotters, dann wieder protoplasmatische unbestimmte Massen, an denen noch kein Lebensphaenomen beobachtet wurde, und andererseits Dotterkugeln, von denen His wiederholt urgirt (30), dass sie in die Masse des Randwulstes von einem archiblastischen Protoplasma eingeschlossen würden. Ich schlage vor, alle aus der Furchung hervorgegangenen Zellen eben immer „Furchungszellen" zu nennen. Gehen sie später in das Gefüge der Keimblätter ein, so mögen sie Keimblattzellen heissen; bleiben sie isolirt oder zu ungleichmässigen Haufen geschichtet, so können sie ja als Elementarzellen unterschieden werden. Im Randwust nenne ich diese letzteren: Akroblasten, Randwulstzellen. Ihre nächsten Generationen: Poreuten, und will damit die embryonalen Wanderzellen trennen von den Wanderzellen des reifen Organismus, weil doch im Anfange noch ein Unterschied angenommen werden muss.

Organismen organisirende Kräfte zugetraut, welche bei anderen nur die Abkömmlinge der Furchungszellen besitzen.

Diese Annahme stiess bisher um so weniger auf Schwierigkeiten, als bei den holoblastischen Eiern manches gute Beispiel zur Citation vorlag. Ob man mit gutem Recht die entsprechenden Vorgänge dort auf diejenigen der Reptilien- oder Vogeleier so ohne Weiteres übertragen durfte, darnach wurde nicht gefragt, wenigstens sind mir in der Literatur keine Bedenken hierüber aufgestossen. Sie waren freilich nicht gerade durch irgend einen streitigen Punkt herausgefordert. So konnte es kommen, dass man die Furchungskugeln am hellen Pol bei den Batrachiern u. s. w. einfach als Dotterzellen den übrigen gegenüberstellte. Dies geschah z. B. in Goette's Unke (59) mit einer gewissen Demonstration, bei Petromyzonten hat dies Scott (61) mit derselben Entschiedenheit durchgeführt. Ich kann hier nicht die Geschichte der Einführung dieses Wortes für die Terminologie der Zellen in dem holoblastischen Ei erörtern, so viel ist sicher, dass keiner der davon Gebrauch machte, die Gefahr ahnen konnte, die damit verbunden war. Aus der Furchung hervorgegangene Gebilde als „Dotterzellen“ zu bezeichnen, hatte nämlich zur Folge, dass man bei meroblastischen Eiern gänzlich zweifelhafte Elemente, die mit dem Furchungsprocess gar nichts zu schaffen hatten, ebenfalls „Dotterzellen“ nannte. Das geschah und geschieht heute noch. Kugeln, unbestimmte Aggregate, deren Aussehen mit Zellen nur entfernte Aehnlichkeit hat, werden für Zellen erklärt, als wären auch sie gerade wie die anderen geweiht durch die Furchung. Als das Wort Dotterzelle für die hellen Furchungskugeln der holoblastischen Eier in Aufnahme kam, da sollte offenbar nur damit ausgedrückt werden, dass ein bestimmter Form- und Werthunterschied zwischen den einzelnen Abkömmlingen der Furchung existire. Es ist ausserordentlich wichtig, diese fein abgewogene Stufenreihe in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, aber gefährlich ist es, diese Unterschiede zu übertreiben. Man sehe doch einmal die Dinge in Wirklichkeit an. Ich citire mit Absicht Scott, eine Schaar von gleich präcisen Angaben über holoblastische Eier und ihre erste Entwickelung liegt ja vor uns, aber es ist besser an einem bestimmten Fall den Vergleich durchzuführen. Im 5. Kapitel (61, S. 158) heisst es: „Das Mesoderm entwickelt sich auf zweierlei verschiedene Weisen: 1) durch Einstülpung des Blastoderm, 2) durch Differenzirung einiger der Dotterzellen.“ Nun schliesst Jeder, diese Dotterzellen als Theile eines ungeordneten Zellenhaufens hätten eine geringere morphologische und physiologische Dignität. Denn wenn das nicht der Fall wäre, warum sie dann anders benennen? Der Autor fasst die Sache durchaus nicht so auf, denn er macht gar keinen Unterschied zwischen diesen das Mesoderm bildenden und jenen bisweilen als Nährmaterial bezeichneten Dotterzellen. Sprachlich

ist bei ihm also „Dotterzelle“ bald eine Furchungskugel, die Mesoderm bildet, bald eine solche, die als Nahrungsmaterial verwendet wird (s. u. A. S. 121 und 123).

Nun will ich nicht untersuchen, ob man diese „Dotterzellen“, die ja unzweifelhafte ächte Zellen sind, gerade so nennen kann, ich will nur erzählen, welche Consequenzen die Anwendung dieses Wortes nach sich gezogen hat; denn was geschieht? Der Begriff der „Dotterzelle“ der holoblastischen Eier, deren directe Abstammung von Furchungskugeln Niemand bestreitet, wird fröhlich in dieselbe Paralelle gestellt mit den Dotterkugeln der meroblastischen Eier. Protoplasma ist ja immer da, Nuclein noch dazu, kernähnliche Gebilde sind am Ende auch zu finden, und nun heisst es ergo: giebt es Dotterzellen hier wie dort. Dotterzellen betheiligen sich bei dem holoblastischen Ei an dem Aufbau des Entoblast, ergo betheiligen sie sich auch bei den meroblastischen Eiern.

Offenbar hat niemand bemerkt, wie sich allmählich mit dem Gebrauch desselben Wortes auch derselbe Sinn einschleicht und wie nur zu bald die Ueberzeugung entstand, dass die Dotterzelle der holoblastischen Eier als ein Beweismittel herbeigezogen werden dürfe für ein ganz zweifelhaftes Dottergebilde des meroblastischen. Wenn so beispielsweise Goette und Scott und Andere citirt werden, dass aus Dotterzellen der Amphibien Blut entstehe, so ist das meiner Ansicht nach gänzlich unstatthaft. Denn was haben dann diese mit „unreifen Furchungszellen“ der meroblastischen Eier gemein? Dort geformtes Protoplasma, durch die Furchung auf eine hohe Stufe der Elementarorganismen hinaufgehoben, und hier ein „Material, an dem sich erst später eine weitere Zellenbildung vollziehen soll.“ Ja, „Material“, und nicht mehr und nicht weniger. — Das ist der treffende Ausdruck, mit dem Waldeyer diese Substanz bezeichnet, die das Aussehen von activem Protoplasma hat, doch ohne es in des Wortes wahrer Bedeutung zu sein. Es kann belebt werden, allein es wird lebendige Materie nur soviel und soweit als der Furchungsprocess im Stande ist, es zur Activität fortzureissen. Und das gelingt nur zu einem sehr geringen Theil, der grössere bleibt passiv, bleibt eben — „Material“. Ich werde weiter unten auch den Nachweis bringen, dass aus Furchungszellen der meroblastischen Eier Blut entsteht, ähnlich wie Goette für Amphibien Belege beigebracht hat, aber wohlgemerkt aus Elementarzellen, welche gleichwerthig sind mit wahren allgemein anerkannten Furchungszellen.[1]

[1] Die Berufung auf Nuel (60) ist nicht gestattet. Gerade er spricht sich entschieden gegen Calberla aus, der meinte, die Dottermasse im Centrum des sog. Nahrungsdotters bei Petromyzon werde schliesslich resorbirt, und diese Zellen wären gar nicht dazu bestimmt, für den Ausbau des embryonalen Körpers. „Le fait est,

Bei Waldeyer's Auffassung schwindet mehr und mehr der Gegensatz zwischen den Erzeugnissen der Furchung und demjenigen „Material", das sonst noch in dem meroblastischen Ei vorkommt; (98, S. 48) sagt er geradezu: „in dem Protoplasma der Eizelle und in dem Furchungskern ist die gemeinsame Quelle aller Gewebe gegeben: die Anlagen der einen Abtheilung (der archiblastischen) entwickeln sich nur früher, die anderen (parablastischen) später, jedoch aus demselben Protoplasma. Hier besteht also, fährt Waldeyer fort, „zwischen His und mir ein einschneidender Unterschied der Ansichten, der die weittragendsten Consequenzen birgt. Nach His' Theorie z. B. würde es gar nicht möglich sein, dass einmal aus einem Leucocyten parablastischer Abkunft etwa eine Epithelzelle, oder eine Muskelzelle, oder sonst irgend etwas archiblastisches entstünde oder umgekehrt; während bei meiner sc. (Waldeyer's) Auffassung eine solche Möglichlichkeit wenigstens nicht von vorn herein ausgeschlossen ist."

Was His noch trennend auseinanderhalten wollte, Hauptkeim und Nebenkeim, — auch die letzte Schranke reisst Waldeyer nieder. In der That, er hat Recht, daraus entwickelt sich ein einschneidender Unterschied der Ansichten, der die weittragendsten Consequenzen birgt, die er selbst andeutet. Wenn zwischen den archiblastischen Furchungszellen und den zweifelhaften Substanzen der Dottertiefe nur der kleine Unterschied besteht, dass sich die einen ein wenig früher, die anderen ein wenig später entwickeln, sonst aber in Allem gleich sind, dann haben alle Erörterungen über Furchung bei den meroblastischen Eiern nicht einmal mehr einen akademischen Werth.

Diese Consequenzen werden noch nach einer anderen Seite hin verhängnissvoll, sie vernichten den einheitlichen Begriff des Eies, als einer Zelle. Die vergleichende Untersuchung des Eies ergiebt, dass der Dotter niemals Zellen enthält. Gegenbaur (3) hat schon vor langer Zeit dieses

---

qu'aucun des globes segmentaires n'est destiné à disparaitre par voie de resorption, et que tous indistinctement contribueront tôt ou tard à former l'un ou l'autre organe de l'embryon.

Goette ereifert sich geradezu in seiner Arbeit über die Keimblätter und das Blut im Hühnerei (29, S. 183) gegen irgend eine Theilnahme von weissem Dotter an der Bildung der Keimblätter in irgend welcher Form, denn die von ihm „Dotterzellen" genannten Gebilde werden ja in dem Randwulst zerklüftet, zerstört und gelangen als solche nicht in den Keim. Hier ist das Wort „Dotterzelle" von Goette in falschem Sinne verwendet worden. Er musste von Dotterkugeln sprechen. Diese meinte His (30) offenbar unter der Bezeichnung Keimwallkugeln, von denen er auch mittheilt, dass sie von „archiblastischem Protoplasma umschlossen würden". Die Dotterkugeln werden in der That von Zellen des Randwulstes „gefressen", wie sich später zeigen wird. Dieser drastische Ausdruck trifft genau den wahren Sachverhalt. Auf diese Weise gelangen in der That Dotterkugeln in den Randwulst, aber dort endigt ihre Existenz, sie werden — vernichtet.

Ergebniss eingehender Prüfung festgestellt, und so zahlreich und umsichtig auch bisher die Untersuchung dieses Gebildes fortgeführt wurde, es scheinen mir keine Gründe vorzuliegen, von dem Satz abzugehen, dass das Ei als eine einheitliche Zelle aufgefasst werden müsse. Die sog. „Dotterzellen" im Hühner-, Reptilien- oder Selachierei sind nur Umbildungsproducte der in die Zelle aufgenommenen Substanzen, die Aehnlichkeit mit Zellen haben können, ohne doch solche zu sein. Für die Literatur über diese Frage verweise ich auf jene Abhandlung Gegenbaur's und bemerke nur, dass er dieser Auffassung mit voller Entschiedenheit in dem Lehrbuch der Anatomie treu geblieben ist. Balfour, Flemming u. A. stehen ebenfalls auf seiner Seite.

Um wenigstens theilweise zu begreifen, wie Waldeyer dazu kommt, diesen extremen Standpunkt einzunehmen, müssen wir seine Anschauungen über den Bau des Eies hier mittheilen, freilich gleichzeitig in der Absicht, diese Anschauungen einer Kritik zu unterwerfen.

„In einem meroblastischen dotterreichen Ei sind Eiprotoplasma und Dotter nicht räumlich scharf von einander geschieden, sondern in folgender Weise unter gegenseitiger Durchdringung angeordnet:

1) Findet sich eine grössere Ansammlung von Protoplasma perinucleär an dem Keimpol. Das ist der Keim.

2) Geht von den sich allmählich zuschärfenden Keimrändern eine dünne Schale von Protoplasma wie eine zarte Rinde um den ganzen Eirest herum.

3) Findet sich eine grössere Anhäufung fast reinen Dotters gegenüber dem Keim (Dotterpol).

4) Gehen von der unteren, dem Dotter zugekehrten Fläche des Keimes u. s. w. feine Protoplasmafortsätze aus, die Keimfortsätze.

So ist's bei Vögeln, Reptilien, Teleostiern und Selachiern."

Was die Keimfortsätze betrifft, so möchte ich bemerken, dass für die Vögel und Reptilien deren Existenz in jüngster Zeit in Abrede gestellt worden ist (Gasser 28 und C. F. Sarasin 51); in Bezug auf die Selachier bemerkt Schultz (62) dass sie kernlos seien. Auffallend ist ferner, dass unter 3 für das Wort Eiprotoplasma die Bezeichnung „fast reiner Dotter" gebraucht wird, und die Frage ist doch gestattet, enthält denn dieser fast reine Dotter Zellen? So viel ich weiss, ist dies durchaus nicht der Fall. Wenn aber das unmittelbar aus der Furchung des Keimes hervorgehende Zellenmaterial als Archiblast die Anlage der archiblastischen Gewebe liefert, Blut- und Bindesubstanz aber aus dem Rindenprotoplasma entspringen und aus den in den Dotter eingesenkten Protoplasmafortsätzen, also nach Ablauf

der primären Furchung, wie vollzieht sich denn nun diese secundäre? Wir erfahren hierüber nichts.

Trotz einer reservirten Haltung, welche His in der Ableitung des Parablasten neuerdings einnimmt, hat sich Waldeyer noch weiter vorgewagt, und jede Schranke zwischen gefurchtem und ungefurchtem Keim aufgehoben.

Hensen (5a, S. 44) sagt sehr richtig, „hätten diese Gebilde den Werth von lebenden Zellen, so müssten sie doch auch in dem unbefruchteten Ei, namentlich der kaltblütigen Thiere, noch leben und sich fort entwickeln können. Wir kennen nun zwar einige Entwickelungsprocesse in der Keimscheibe des unbefruchteten Eies, aber von einer Thätigkeit der weissen Dotterzellen ist nichts bemerkt worden."

Auf dem geheizten Objectträger konnten von (Stricker und Peremeschko 40) keine Bewegungen der Dotterelemente bemerkt werden. Der Letztere protestirt sogar sehr entschieden dagegen, dass diese Elemente des weissen Dotters als organisirte lebendige Körper aufgefasst würden, ja er weisst schon sehr verständlich auf die wichtigen Aenderungen hin, welche die Lehre von der Zellenbildung durch eine solche Deutung erfahren würde.

Meine Beobachtungen an der Keimhaut der Eidechse und dem Hühnchen veranlassen mich nun auszusprechen, dass die unbestimmten Gebilde der oberflächlichen Dotterschichte in dem Stadium, das ich hier im Auge habe (Fig. 10 D'):

1) nicht zu Entoblastzellen werden,

2) keine Gefässe bilden,

3) mit der Blutbildung ebenfalls nichts zu thun haben.

Die fälschlich sog. „Dotterzellen" i. e. die Dotterkugeln der meroblastischen Eier sind um diese Zeit lediglich Nährmaterial.

Was den ersten Punkt betrifft, so bemerke ich, dass man bei dem Lacertilier in einem verhältnissmässig späten Entwickelungsstadium die innigsten Wechselbeziehungen zwischen Dotter und den Entoblastzellen beobachten kann, aber nur in folgender Form:

a) An dem dotterwärts gerichteten Ende der Entoblastzellen hängen Dotterkugeln oft wie Festons (Fig. 16 D').

b) Einzelne Dotterkugeln sind bis an die Zellenreihen des Entoblast vorgedrungen, man sieht sie so dicht daran liegen, dass es allen Anschein hat, als würden sie sich in Reih' und Glied stellen. Wer kann sagen, dass eine Dotterkugel, die in der Nähe liegt, auch in der That schliesslich in eine Entoblastzelle sich verwandle? Wenn wir ein solches Präparat vor uns sehen, ist der Lebenslauf jener Dotterkugel gewaltsam unterbrochen,



und wir sind nicht berechtigt, etwas über ihr weiteres Schicksal auszusagen. Doch sprechen alle Gründe dafür, dass sie, wie wir sogleich sehen, incorporirt werden.

c) Dotterkugeln kommen im Innern der Entoblastzellen vor. An der Keimhaut von Lacerta agilis sind Dotterelemente im Innern der Entoblastzellen nachweisbar. Dass dem so, bezeugt auch C. K. Hoffmann (47). Meine Abbildungen (Figg. 16—18) zeigen zahlreiche Füllungsgrade. Manche Zellen sind so gefüllt, dass ihre Kerne vollkommen verdeckt werden. Diese sind es dann, welche als „Dotterzellen" bezeichnet wurden. Allein es sind offenbar Entoblastzellen, welche schon in einer sehr frühen Periode Dottergebilde incorporirt haben (Fig. 18, Nr. 1—3). Die Bilder an der Keimhaut der Eidechse führen also zu dem Schluss, dass hier Verdauung in der Form von Incorporation der Dotterelemente stattgefunden, und nicht eine Substitution von entodermalen Zellen durch sog. „Dotterzellen."

Die Aufnahme der Dotterkugeln in allen Grössen zeigt auch ganz vorzüglich der Entoblast des Hühnchens auf der ganzen Strecke der Area vasculosa. Es ist dies bei Embryonen im 7. Stadium (His, Gliederung des Gehirns, Abschnürung der Augenblasen u. s. w.) ohne Schwierigkeiten festzustellen. Die Entoblastzellen sind cylindrisch aber dabei prall, und ein deutlicher Kern tritt scharf und klar hervor, das dotterwärts gerichtete Ende ist hell, das entgegengesetzte mehr dunkel. Das helle in die Masse des umgebenden Dotters getauchte Gebiet der Entoblastzelle ist oft wie gebläht, kugelförmig gewölbt und durch eine zarte membranähnliche Schichte begrenzt. Mit Immersionslinsen, aber auch sonst mit guten Trockensystemen, bemerkt man nun im Innern Dotterelemente in allen Formen, als da sind: kleine und grosse Kugeln und zwar in jeder Zelle eine ganze Collection in verschiedenen Stadien des Zerfalles und der Umwandlung (vergl. Figg. 9 und 10). Da sind noch andere Substanzen in dem Innern, die nicht mehr den Charakter der Fettkügelchen an sich tragen, gefärbter Zellinhalt, wie er jüngst bei secerenirnden Zellen beschrieben wurde in einer Arbeit aus dem Laboratorium des physiologischen Institutes zu Leipzig (Ogata 72).

Unter solchen Umständen kann kein begründeter Zweifel bestehen über die wahre Natur der entoblastischen Zellen. Was von Dotter in die Nähe des Urdarmepithels kommt, wird in den Leib der Zellen incorporirt und dem Organismus der Zelle dienstbar gemacht mit allen physiologischen Consequenzen, welche in der endlichen Zerstörung der Dotterkugeln ihr Ende finden.

Es ist selbstverständlich, dass die umgewandelten Dottermassen den Zellenleib wieder verlassen, und ich möchte zunächst auf die seröse Flüssigkeit hinweisen, welche in den Lücken zwischen den zwei primitiven Keimblättern erscheint.

Doch das nur nebenbei. Der Hauptnachdruck liegt in der Beobachtung, dass die Dotterkugeln gegen die Keimhaut in die Höhe steigen, von den entoblastischen Zellen aufgenommen und verdaut werden.

His kommt wiederholt darauf zurück. „Die Zellen der unteren Keimschicht nehmen weissen Dotter in sich auf, und zwar nicht allein zerfallene Dotterbestandtheile, sondern auch ganze Dotterkugeln (31, S. 136). In Wirklichkeit ist dies, wie sich mit aller Sicherheit beobachten lässt, ausnahmslos der Fall, wobei die Area opaca, d. h. das Randgebiet eine Abgrenzung nach unten besitzt. Der weisse Dotter wird in die elementaren Zellen und in die Entoblastzellen aufgenommen: der Dotter also unter allen Umständen incorporirt.

Ich habe diese Zellen des Randwulstentoblast gefüllt mit incorporirten Dottertheilen in verschiedenen Entwickelungsstadien bei dem Vogel und namentlich bei dem Reptil verfolgt, und auf Grund dieser Wahrnehmungen beruhen die Figg. 4—10 und 12—18 *R Ent* und *Ent*.

Dieser Vorgang spielt sich im Bereich der Area vasculosa und der Area opaca bei dem Vogel mit einer Energie ab, die an Vehemenz streift. Bei den Reptilien ist der Verlauf nicht so stürmisch, und in der Area embryonalis und der axialen Anlage ist er bei beiden Classen dem Auge gar nicht wahrnehmbar, obwohl er zweifellos vorhanden sein wird. Der Entoblast der Area embryonalis ist sehr verschieden in seinem histologischen Verhalten, gegenüber demjenigen der Area opaca. Das habe ich, wie vor mir schon Manche, in mehreren meiner Abbildungen, freilich sehr bedeutend hervorgehoben (s. die Figg. 4 — 8) und an manchen Figuren auch noch durch verschiedene Bezeichnung als Embryonalfeldentoblast, dem Randwulstentoblast (Figg. 5 und 6, 13 und 14) gegenübergestellt.

Aus späteren Stadien giebt Klein vortreffliche Abbildungen solcher Zellen bei dem Hühnchen, von dem peripheren Theil der Keimscheibe eines 25 Stunden lang bebrüteten Eies. Allein er bezeichnet die Zellen fälschlich als „Dotter des Keimwalles" (33a, Fig. 3 c) = Dotterwalles. Noch besser sind sie, mit derselben irrigen Deutung freilich als „Dotter des inneren Keimwalles" auf Fig. 9 wiedergegeben (Durchschnitt durch den äusseren Theil einer 38 Stunden lang bebrüteten Keimscheibe). Das ist kein Dotter, sondern es sind verdauende Entoblastzellen.

Sicherer beurtheilt Hans Virchow (43) die Natur dieser Zellen, wenn er das Darmdrüsenblatt an dem Keimwall des 16 Stunden bebrüteten Hühnereies schildert.

Bei Keimhäuten von 24 Stunden Bebrütung heissen sie (43, S. 19) „Zellen, mit denen der Entoblast auf den Dotterwall übergeht. Dort sind sie doppelt so hoch als breit; sie enthalten Kerne, körnigen Inhalt,

der zum Theil die Zellengrenzen verdeckt, und rundliche Ballen aus dichtgestellten kleinen Körnchen", und schliesslich nennt er sie „Dottersackepithel."

Kölliker sind diese auffallenden Eigenschaften der Zellen am 2. Bebrütungstage ebenfalls entgegengetreten. Im Bereich des Randwulstes entwickeln dieselben rasch mit dem Vorschreiten der Bebrütung dunkle runde Körper in sich, die bald die Zellen ganz erfüllen in der Art, dass jede Zelle Einen grossen dunkeln Inhaltskörper und neben demselben noch eine gewisse Zahl kleinerer enthält. Am zweiten und dritten Tag werden diese Inhaltskörper gelblich und sieht der Entoblast dann wie anhängender gelber Dotter aus! (10, S. 176). Die weiteren Erwägungen, welche der verdienstvolle Forscher an diesen Befund anknüpft, sind ausserordentlich wichtig. Er ventilirt nämlich die Herkunft dieses seltsamen Inhaltes. „Er könnte aus Elementen des weissen Dotters bestehen, die eingewandert sind." His und Oellacher haben an dieselbe Möglichkeit gedacht. Dafür spricht die Aehnlichkeit der genannten Inhaltskörper mit den dunkeln Kugeln des weissen Dotters und zwar um so mehr, da sie auch in Osmium sich dunkel färben." Die Vorstellung einer directen Aufnahme weist Kölliker zwar zurück, aber er kann sich dennoch nicht ganz von der Ansicht losreissen, dass dieselben als Producte des Stoffwechsels der Entoblastzellen anzusehen seien, denen es natürlich in erster Linie zukommt, den in Folge der Bebrütung verflüssigten Nahrungsdotter aufzunehmen. Seine Bedenken gegen eine directe Aufnahme dieser Dottermassen in das Innere der Zellen lassen sich nicht allzuschwer zerstreuen. Wo das ganze Aussehen und die Wirkung der Osmiumsäure so klar sprechen, fällt die Wirkung des Acidum aceticum wenig in's Gewicht. Es ist ganz naturgemäss, dass die in die Zellen incorporirten und bereits umgewandelten und in der Auflösung begriffenen Ballen des Dotters der Essigsäure weniger widerstehen, als die ausserhalb liegenden dunkeln Kugeln. Also kurz gesagt:

Die entoblastischen Zellen sind Verdauungsorgane, welche die Dottermassen in sich aufnehmen, und das verdaute Material an die Zellen der übrigen Keimblätter abgeben. Sie sind die Verdauungsorgane des Urdarmes des Vogels.[1] Fig. 10, Nr. 1—4.)

---

[1] H. Virchow ventilirt auch den Gedanken der Verdauung, ja das Dottersackepithel nennt er geradezu das Verdauungsorgan des Embryo (S. 24) und meint vielleicht entsprächen die verschiedenen Inhaltsmassen in den Zellen verschiedenen resorbirten Bestandtheilen. In der That enthält diese Auffassung die einzig richtige Erklärung: die der Incorporirung. Die Dottersackepithelien sind, das ist nicht zu übersehen, directe Abkömmlinge der Entoblastzellen. Wenn es sich ergiebt, wie denn die Aufnahme des Dotters vor sich geht bei der drei Tage alten Keimhaut, wie die fettähnlichen Kugeln gross und klein aufgenommen werden, um in den Zellen schliesslich

Ebenso verhalten sich die entoblastischen Zellen der Reptilienkeimhaut. Sofort nach ihrer Vollendung aus den Furchungskugeln treten sie in volle Function.

Wenn nun diese Auffassung richtig ist, dann liegt in diesem Verhalten ein starker Beweis gegen die Ansicht, dass aus der Tiefe des Dotters beständig „Dotterzellen" nachrücken, um das Darmblatt zu bilden. Was dem einmal fertigen Entoblast sich nähert, tritt in den Bereich functionirender, verdauender Zellen, welche zerstörend wirken. Die Art dieser Wirkung besteht höchst wahrscheinlich zunächst in einer amöboiden Thätigkeit. Diese Voraussetzung verliert etwas von ihrer Fremdartigkeit, wenn man die mechanischen Vorgänge an den Darmepithelien erwachsener Thiere berücksichtigt.

Da zeigt sich, dass sich dieselben ebenso verhalten wie irgend eine Amoebe, die eine Navicelle incorporirt, um sie zu verdauen. Der Gedanke an intracelluläre Verdauung solcher Art durch die entoblastischen Zellen wird wesentlich durch einschlägige Beobachtungen an Wirbelthieren und Wirbellosen gefördert. Ich werde mir deshalb erlauben, über einige der hier interessirenden Phänomene zu berichten.

Intracelluläre Verdauung.

Ueber diese höchst bedeutungsvolle Thatsache existirt schon eine ganze Literatur. Im Entoblast von Hydra wurden Zellen mit amöboidem Charakter gefunden, mit festen Nahrungspartikeln in ihrem Innern (Lieberkühn und J. Parker). An einer neu entdeckten Süsswassermeduse beobachtete Ray-Lankester (74) die Verdauung der Zellen. Pseudopodienartige Fortsätze umschlossen die Nahrungspartikelchen, welche in verschiedenem Grade des Zerfalles beobachtet werden konnten.

du Plessis ist (63, S. 121) der Entdecker der amöboiden Bewegungen der Darmzellen bei einer Turbellarie (Plagiostoma Lemanni). Sie senden Fortsätze aus und kriechen losgelöst, wie ein Proteus über den Objectträger hin. Alle diese Bewegungen zielen, wie v. Graff richtig vermuthete, auf die directe Incorporirung von Nahrungsobjecten ab.

Metschnikoff (70) theilte übereinstimmende Beobachtungen mit. Jüngst ist nun v. Graff (66), und später in dem Turbellarienwerk (67,

---

zu verschwinden und als Nährmaterial zu dienen, so ist das gleichfalls ein bedeutungsvoller Fingerzeig, wie wir die Bilder um die 24. und 16. Stunde aufzufassen haben und welche Deutung zutreffend sein wird.



S. 95) in eingehender Weise auf diese Thatsache zurückgekommen. Einige Sätze sind für die vorliegenden Betrachtungen von hohem Interesse. Wenn man ein Mesostomum etwa eine Stunde nach dem Verschlucken seiner Beute (Nais proboscidea) untersucht, so findet sich in dem nunmehr sehr verengten Darmlumen nur noch die Cuticula, während die sämmtlichen Weichtheile von Nais im Innern der Darmzellen liegen. Wie Rhizopoden mittels ihrer Pseudopodien die zu ihrer Ernährung dienenden Gegenstände umschliessen und aussaugen, so werden auch diese Magenzellen mittels ihrer Pseudopodien alle in den Magen gelangenden Gegenstände umfliessen, verdauen und die gewonnenen Nährstoffe assimiliren. Selbst mit Flimmerhaaren besetzte Darmzellen von Stenostoma leucops besitzen die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme in derselben eben beschriebenen Weise (Graber 65, S. 278).

Für unsere Zwecke ist dabei noch werthvoll, dass nicht alle Darmzellen zugleich thätig sind, sondern neben verdauenden auch kleinere nicht verdauende getroffen werden. Denn dasselbe ist gerade auch bei den Entoblastzellen der Reptilien und Vögel der Fall. Da sind einige Zellen sehr gross, und sie können unstreitig zu der Ansicht verleiten, es seien eingewanderte Dotterzellen (Fig. 9 und 10 bei 1). Allein die ungezwungene Erklärung liegt doch in der vermehrten Aufnahme von Dotterkugeln, die verdaut werden, während die kleineren Zellen sich in einem Ruhezustande befinden (Fig. 10 bei 4). Die Entoblastzellen des Embryo verhalten sich also wie die Darmepithelien der Turbellarien, der Polycladen und wie der gesammten Zoophyten (Spongien) und ächten Coelenteraten, (Krukenberg 68, S. 60) sie besitzen eine intracelluläre Verdauung. Secrete von irgend welchen Drüsen spielen weder hier, noch bei den Keimhäuten irgend welche Rolle. So liegt die Vermuthung nahe, dass während der ersten Perioden der Entwickelung sofort jene ursprüngliche Fähigkeit dieser Zellen in Kraft tritt, die schon bei den wirbellosen Urahnen die Incorporirung und die darauffolgende Verdauung der Nahrung leitete. Allein man braucht gar nicht soweit zurückzugreifen; bei Wirbelthieren ist dasselbe ja längst beobachtet, und Wiedersheim (76) kommt in der Festschrift für die Naturforscherversammlung in Freiburg ausführlich, und namentlich auch für die Wirbelthiere auf diese Erscheinung zurück. Der Darmtractus der phyletisch ältesten Wirbelthiere, also derjenige des Amphioxus, der Cyclostomen und wahrscheinlich auch derjenige der Dipnoer entbehrt der Pepsindrüsen im Sinne der amnioten Wirbelthiere vollkommen. Es werden also die Zellen direct selbst sich an der Verdauung betheiligen.

Thannhofer (76) und Wiedersheim beobachteten beide amöboide Bewegungen der Darmepithelien, und zwar dieser bei dem Höhlenmolch,

jener am Frosch.[1] Das Protoplasma war am freien Rand einzelner Zellen in activer amoeboider Bewegung begriffen.[2]

So zeigen also auch die bewirbelten Thiere noch dasselbe Phänomen, das die wirbellosen Urahnen auszeichnet. Die entoblastische Zelle incorporirt allerwärts, und es ist nur eine selbstverständliche Consequenz, dass sie sofort nach ihrer Entstehung damit beginne.

Auf die Feststellung dieser Thatsache kommt für die zur Beurtheilung vorliegende Frage alles an. Ist meine Auffassung und Deutung zutreffend, functioniren die Entoblastzellen sofort nach ihrer Entstehung resorbirend und gleichzeitig proliferirend, dann ist eine der Hauptschwierigkeiten beseitigt, welche der Deutung der uns hier beschäftigenden embryonalen Vorgänge im Wege steht. Mit der Beobachtung von der Incorporation der Dotterelemente tritt eine neue Thatsache für die Beurtheilung in den Vordergrund. Denn es folgt daraus, dass der für die Furchung nicht verwendete weisse Dotter, ebenso wie schliesslich der gelbe verdaut wird, dass also die in ihm vorkommenden Elemente

1) nicht den Werth von Zellen haben und nicht den von lebendigem Protoplasma, sondern einfach von Nährmaterial;

2) dass was immer zur Verdauung bestimmt sei, eine niedrige physiologische Dignität in dem Ei besitzt, und direct sich weder an der Bildung des Blutes, noch an derjenigen der Blutgefässe und des Bindegewebes betheiligen kann.

Von dem Werthe, den man den obenerwähnten Thatsachen beilegt, hängt der Einfluss auf die übrigen Anschauungen ab. Bestätigen sie sich nicht, d. h. sollten sie eine ganz andere Deutung erfahren, dann fallen selbstverständlich auch die daraus gezogenen Schlüsse, und es werden jene Annahmen an Wahrscheinlichkeit wieder gewinnen, welche Dotterelemente und Furchungselemente für gleichwerthig erklären. Wird aber anerkannt, dass die entoblastischen Zellen bei dem Hühnchen sofort, unmittelbar nach ihrer Entstehung den Dotter incorporiren, dann können wir die Schranken

[1] Bezüglich weiterer literarischer Angaben verweise ich auf die citirte Abhandlung von Wiedersheim.

[2] Die zahlreichen Beobachtungen über die directe Incorpirung der Fettkügelchen in das Innere der Darmepithelzellen ist eine bekannte Thatsache, welche durch die Feststellung amoeboider Bewegung auf eine einfacheche Weise erklärbar wird. Ich drücke mich zu drastisch, aber vielleicht dennoch dem Sachverhalt entsprechend aus, wenn ich sage, die Darmepithelien können Fettkügelchen fressen.

zwischen Furchungszellen und Dotterelementen wieder aufrichten, und zwar so lange, bis ein neues Kriterium gefunden wird, das die directe Verwendung der letzteren dennoch und trotz der frühzeitigen Thätigkeit der eben geborenen Entoblastzellen evident darthut.

Der weisse Dotter, die Keimfortsätze, der Nebenkeim sind also an denjenigen Punkten, wo sie entoblastischen Zellen gegenüber liegen, zu einer gänzlich untergeordneten Rolle herabgedrückt. Sie sind Nährmaterial oder, wenn ich es etwas stark ausdrücken soll, Futter für die verdauenden Zellen. Sie sind den stärker individualisirten Elementen der Keimhaut unterthänig.[1]

Die Furchung erzeugt physiologisch hoch entwickelte, organisirte Elemente im Ei, welche der Dottermasse der meroblastischen Eier gegenüber eine dominirende Stellung einnehmen. Das ist trotz aller Zellen, die man in dem Bildungsdotter findet und hineinverlegt, und trotz all' der Kräfte, die man ihnen zutraut, dennoch stets anerkannt worden, selbst von His, der doch den Gedanken des Parablasten gefasst, ausgesprochen und durch eine Reihe von Beobachtungen gestützt hat. Weder bei ihm, noch bei all' Jenen, welche um die Vorgänge der Furchung und um die erste Anlage des Organismus sich Verdienste erworben haben, ist jemals trotz der grossen Rolle, welche sie dem Bildungsdotter zuerkennen, verkannt worden, dass die aus der Furchung hervorgegangenen Zellen höhere Dignität besitzen. Man kann mir nicht vorwerfen, dass dieser letztere Ausdruck nur eine leere Phrase sei.

Wenn es möglich ist, dass, wie Pflüger durch eine Reihe geistvoller Versuche gezeigt hat, auch die Furchungskugeln am hellen Pol zur Anlage des Gehirns zu zwingen sind; wenn auch bei abnorm gelagerten Eiern die Medianebene des Embryo trotzdem zum System der Meridiane der primären Eiaxe gehört, gerade wie unter normalen Verhältnissen (Pflüger, Roux), dann ist es lediglich die Aufgabe der Furchung, das Bildungsmaterial in kleine Bausteine zu verwandeln, und ist es ziemlich gleichgiltig, in welcher Reihenfolge die vorschreitende Zerkleinerung und damit die Arbeitstheilung sich vollzieht, an jeder Stelle dieser Eier kann dasselbe geschehen. Alle Theile (Pflüger S. 30 und 35) des holoblastischen Eies besitzen also ursprünglich dieselben Fähigkeiten. Ein Gegensatz von Furchungszellen existirt nicht, wenigstens dem Wesen nach im Anfange nicht. Wenn auch von Dotterzellen der Amphibien die Rede ist, im Gegensatz zu jenen, welche sofort zu der Anlage der Keim-

[1] Man kann für eine weitere Verschärfung des Gegensatzes zwischen dem activen belebenden Keim und dem passiven Nährmaterial, welches in dem meroblastischen Ei eingeschlossen ist, hier mit gutem Grund Vorstellungen heranziehen, welche Darwin in die Biologie hereingebracht, und die Roux direct auf die Zellen übertragen hat in seinem Buch „Der Kampf der Theile im Organismus" (16).

blätter verwendet werden, so sind jene dennoch toto coelo verschieden von allem, was bei meroblastischen Eiern als etwas Verwandtes mit demselben Namen bezeichnet wurde. Sobald dieses Uebergewicht der Zellen der Keimhaut gegenüber dem Nährmaterial des meroblastischen Eies anerkannt ist, sollte der Ausdruck Dotterzellen geradezu vermieden werden, weil er bedenkliche Missverständnisse hervorruft. Das schliesst ja nicht aus, dass man unter den wirklichen Abkömmlingen der Furchung schon nach kurzer Zeit Verschiedenheiten anerkennt, welche mit der Theilung der Arbeit Hand in Hand gehen. Ein grosser Theil jener verschiedenen Furchungsarten, die als inaequal bekannt geworden sind, enthält hierfür unverkennbare Belege. Glaubte doch schon Th. L. v. Bischoff u. A. nach ihm (Ed. v. Beneden) im Stande zu sein, selbst noch bei Säugethieren inaequale Furchung nachweisen zu können, so dass selbst dort schon in allerfrühester Zeit verschiedene Dignität der Furchungszellen dem Auge sichtbar ausgeprägt wäre.

Trotz alledem ist aber ihre Stellung noch hoch erhaben über allem was Nebendotter heisst. Mag er auch, was ich nicht bezweifeln will, aus Zellen sich herleiten lassen, die Furchung hebt die Furchungszellen auf eine Stufe, dass sie nach meinen Erfahrungen an dem Reptil und Vogel niemals den aus dem Dotter geborenen Elementen gleiches Recht und gleiche Stellung einräumen. Im Kampf um's Dasein unterliegen diese Elemente.

Die Lehre von der Existenz einer peripheren Körperanlage, oder eines „peripheren Mesodermtheiles", aus denen Blut, Gefässe und Bindesubstanzen hervorgehen, führt die Anhänger weiter, als der Meister der Lehre ursprünglich erwarten mochte. Dass auch der Entoblast aus der Tiefe des Dotters aufsteige, erregt mit Recht seine Bedenken. „Das Darmdrüsenblatt des Embryo kann unmöglich von Parablastzellen stammen, denn es ist dasselbe an Lachsen als dünne Lage abgeplatteter Zellen sehr frühzeitig schon vorhanden, ehe überhaupt nur parablastische Elemente begonnen haben, bis unter den Embryo vorzudringen." (His Parablast, 82).

Aber keiner dieser Gründe, auch nicht die Erscheinung der intracellulären Verdauung sind ausreichend, die Angaben zu widerlegen, welche Kupffer über ein Paraderm gemacht hat (49). Seine Ueberzeugung von einer innigen Wechselbeziehung, ja noch mehr von der Zusammengehörigkeit der unteren Schichte der Keimhaut (Entoblast)[1] mit der angrenzenden

[1] Die Complication, welche dadurch entsteht, dass für das Wort Entoblast das Wort Paraderm vorgeschlagen und gebraucht wird, und zwei Dinge zusammengefasst werden, die wir unbeschadet unserer Erfahrungen noch auseinander halten sollten, ist nicht unbedenklich. Es ist zu weit gegangen, für das Wort Entoblast, das einmal in

Dotterschichte hat eine ganz andere Entstehungsgeschichte als die Anschauungen Waldeyer's.

Zunächst kommt ein wichtiger Umstand dabei in Betracht, der besondere Beachtung verdient, nämlich:

Die mangelhafte Umgrenzung des Furchungsgebietes während verhältnissmässig langer Zeit.

Die Furchung zerlegt bekanntlich den Keimbezirk unserer meroblastischen Eier in Segmente von verschiedener Grösse, im Centrum befinden sich kleinere, an der Peripherie grössere. Dotterwärts hängen noch viele Furchungskugeln mit dem sog. weissen Dotter zusammen, und eine Abgrenzung fehlt in der praeembryonalen Zeit. Wie weit der Furchungsprocess in die Tiefe, oder gegen den Aequator der Dotterkugel in der Regel hinreicht, vermag Niemand zu sagen.

Noch herrscht ein chaotischer Zustand, in welchem lediglich soviel sicher ist, dass die dem ursprünglichen Furchungskern naheliegenden Zellen sehr klein sind, im Vergleich zu den grossen, nahezu unförmlichen und mangelhaft begrenzten Haufen des Randes und der Tiefe.

Man kann also sagen, noch fehlt jede Entscheidung, was zu dem Keim, und was nicht zu demselben gehört. Oellacher hat seiner Zeit diese Thatsache hinreichend scharf hervorgehoben (38). Nach den vortrefflichen Flächenbildern bei Kölliker (Handbuch, Fig. 18—21, 2. Aufl.) und seiner ausdrücklichen Erklärung, dass eine erhebliche Anzahl der tiefen Furchungskugelen in unmittelbarem Zusammenhange mit den tiefen Schichten stehe (er nennt sie Reste von „Bildungsdotter") können wir uns wohl zunächst zufrieden geben. Setzt er doch hinzu, dass diese Kugeln wie mannigfach gestaltete „Auswüchse und Erhebungen" der tiefen Lage erscheinen, wie solche schon Goette (29) geschildert hat. Ich halte hier ausdrücklich fest, dass die Abgrenzung dieser Furchungskugeln nach unten

---

der Literatur der ganzen wissenschaftlichen Welt angenommen ist, ein ganz anderes, nämlich Paraderm einzuführen und den sanctionirten Begriff noch auf Zellen zu übertragen, deren Bedeutung wohl noch lange nicht endgiltig festgestellt ist. Mag auch der Nachweis zu erbringen sein, dass Kupffer's „Entoderm" an der Bildung des Darmepithels betheiligt ist, unser altbekannter Entoblast, die obere Lage seines Paraderm, spielt dabei die Hauptrolle. Ich muss zwar anerkennen, dass es einen Zeitabschnitt giebt, innerhalb dessen der Entoblast mit darunterliegenden ächten Zellen und, wie ich zeigen werde, mit Furchungskugeln zusammenhängt, und Kupffer hat mich durch Zusendung einer Querschnittserie zu grossem Danke verpflichtet, weil ich mich überzeugen konnte, dass wir beide das nämliche gesehen haben. Dennoch kann ich seine Auffassung und seine Nomenclatur nicht billigen.



fehlt, und dass eine Entscheidung ob hier Bildungsdotter die Grundlage bilde, unmöglich ist. Eine Grenze existirt in diesen praedermalen Stadium nicht, Furchungskugeln und Dotter gehen in einander über.

Die Verschiedenheit der centralen Segmente im Vergleich mit den peripheren kommt auch bei den Selachiern vor, wie dies Balfour (55) ausdrücklich hervorhebt, und ist bei Reptilien an den Flächenbildern vortrefflich von Clark (46) und von Kupffer und Benecke (48) dargestellt.

Diese letztere Erscheinung verlangt noch eine nähere Besprechung. Denn die Beobachtungen häufen sich, dass der Furchungsprocess bei den meroblastischen Eiern nicht so schnell abschliesst, wie wir dies bisher aus der Betrachtung der Flächenbilder anzunehmen geneigt waren.

Goette war wohl der erste, der darauf hinwies, dass auch in der Tiefe des flüssigen Dotters eine Zellenbildung stattfinde. Er verglich sie mit Knospen und hat dieselben nicht allein vortrefflich abgebildet, sondern auch zutreffend gedeutet. Es sind Furchungselemente, die sich sehr spät erst bilden, um sich dennoch an die Keimhaut anzuschliessen, und ihr gefurchte Gebilde zuzuführen.

Rauber (42) findet ebenfalls noch spät Furchung in der oberflächlichen Lage des weissen Dotters im Keimhöhlenboden und im Dotterwall, ebenso Balfour[1] bei den Elasmobranchiern.

Was Kupffer als Dotterzellen beschrieben (49) gehört in dieselbe

---

[1] Balfour (55, S. 541) findet ebenfalls Furchungskugeln, welche spät noch von dem Keimhöhlenboden auftauchen. Allein es sind vollkommene Furchungskugeln, mit Kern, ja sogar mit mehreren versehen. Er spricht wiederholt von ihrer auffallenden Beschaffenheit und bildet sie ab. Ich habe sie in meine Abbildung Fig. 21 aufgenommen und mit F' bezeichnet. Unter solchen Umständen hatte er ein unbestreitbares Recht, sie mit Furchungskugeln der Amphibien zu homologisiren. Dadurch, dass er aber von ihnen unter der Bezeichnung Dotterzelle sprach, trug er zu einem verhängnissvollen Missverständniss bei, dem er freilich ebenfalls theilweise zum Opfer fiel. Er identificirt nämlich den Dotter des mero- und holoblastischen Eies! In seinem Handbuch hat er diesen Irrthum verbessert. Ich füge übrigens hinzu, dass auch Schulz die grossen Zellen auf dem Boden der Keimhöhle (62) ebenfalls für Reste der Furchungszellen hält.

Eine ganz parallele Erscheinung kommt bei den Cephalopoden vor. Ray Lankester (95) hat die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, und auch sofort darauf hingewiesen, dass Goette dieselben Vorgänge bei dem Huhn gesehen habe. Lankester nennt diese Spätlinge der Furchung „Autoblasts". Er meint nun, unabhängig von der Furchung, welche die „Klastoplasts" lieferte, entstünden diese Gebilde irgendwo, in beliebigen Theilen des Dotters. Diese Auffassung geht selbst über die einer secundären Furchung hinaus. Allein gerade die Beobachtungen von Goette, Rauber, Kidd und mir, ferner der Hinweis auf die holoblastischen Eier und die jüngsten Mittheilungen von Sarasin gestatten keine solche Deutung, sondern lediglich die eines langsam sich fortsetzenden Furchungsprocesses, den wir jetzt erst richtig zu deuten vermögen.

Erscheinungsreihe. Ich bin also weit entfernt, diese spätgeborenen Kinder der Furchung für einfache Nahrungsballen zu erklären. Im Gegentheil, ich erkenne ausdrücklich an, dass bei den meroblastischen Eiern der Furchungsprocess nicht bloss verlangsamt, sondern auch unregelmässig ist, von aussen wie von innen. Es hat durchaus nichts Ueberraschendes, dass wir jetzt erst darüber zu einer Einsicht gelangen. Unsere Vorstellung über seine Zeitdauer ist durch die Beobachtung des Vorganges bei den holoblastischen Eiern der Wirbelthiere und der Wirbellosen irre geführt. Wir glaubten auch bei den meroblastischen an einen schnellen Abschluss dieses Processes, und müssen nun erst allmählich uns mit dem Gedanken vertraut machen, dass das Gegentheil der Fall sei. Bei dem Reptilienei dauert der ganze Process noch viel länger als bei dem Vogel, was in Uebereinstimmung steht mit der langsamen Entwickelung dieses Kaltblüters.

Das Ei von Lacerta agilis und wahrscheinlich noch anderer Reptilien wird nicht nur nach dieser Richtung hin lehrreich, sondern fällt auch schwer in's Gewicht für die Frage von Bildungs- und weissem Dotter. Man hat nur eine Sorte an dem Keimpol, nämlich feinkörnigen Dotter. „Keimfortsätze", welche wie bei dem Hühnchen angeblich berufen sind, eine so grosse Rolle zu spielen, fehlen hier vollkommen. Die Furchung ist ein unregelmässig verlaufender Process, durch welchen Stücke von sehr wechselnder Grösse von der Unterlage abgeschnürt werden. Unterhalb dieser sich noch spät loslösenden Furchungskugeln bleiben noch Kerne im freien Dotter zurück, Theilproducte früherer Furchungserscheinungen. Es spricht dafür die enorme Grösse und das embryonale Aussehen.

Bei Lacerta agilis schliesst dieser Process übrigens, wie meine Erfahrungen zeigen, welche mit denen Strahl's laut einer brieflichen Mittheilung übereinstimmen, doch in nicht allzulanger Zeit ab. Dagegen scheint er bei Nattern, und namentlich bei Coluber aesculapii sich sehr lange Zeit fortzusetzen. Kupffer hat dort solche Zellen beschrieben, und es unterliegt keinem Zweifel, dass sie diesen Namen verdienen. Gleichwohl kann ich seiner Deutung nicht beistimmen. Ich betrachte diese Gebilde nicht als Dotterzellen, nicht als parablastische Elemente, die, aus einer früheren Zeit stammend, wieder auftauchen, gleichsam aus einem langen Schlaf wieder erwachend, um noch ein Mal zu functioniren, und so direct eine andere Rolle im Triebwerk eines neuen Organismus zu übernehmen, als diejenige war, die sie früher in dem mütterlichen Organismus gespielt. Sie sind vielmehr nach alle dem was vorausgegangen, entweder als Furchungskugeln zu beurtheilen, welche sehr spät erst entstehen, und allmählich an ihren Platz, an den Entoblast sich anlegen, oder als verdauende Zellenhaufen des Entoblast. In diesem Falle bestünde derselbe bei Coluber aesc. aus einer mehrfachen Lage verdauender Zellen, von denen einige wie

Festons in die Tiefe hängen, um die Aufnahme von ernähernden Substanzen in höherem Grade zu vermitteln. Einer verwandten Erscheinung begegnet man ja auch in späteren Entwickelungsstadien der Keimhaut des Hühnchens, wo sich im Bereich der Area vasculosa die Schichten des Entoblasts verdoppeln. Vielleicht concurriren diese beiden Vorgänge. Das ist aber sicher, dass die Furchung bei meroblastischen Eiern lange dauert. Parallele Erscheinungen spät knospender Dotterpartien von Wirbelthieren und Wirbellosen lassen sich unschwer finden, und F. Sarasin (51) hat mehrere Beobachtungen solcher Art aus der Literatur angeführt, aber man darf meiner Ansicht nach nicht daraus schliessen, diese sich spät abspielenden Furchungserscheinungen wären etwa unabhängig von der primären Furchung. Ganz im Gegentheil. Gerade das langsame Fortschreiten derselben von dem Keimpol nach dem Rand hin und von der Oberfläche nach der Tiefe ist ein deutlicher Fingerzeig, dass alle diese Vorgänge sich unmittelbar an die eine Furchung anreihen, und dass sie nur mit ihr in Zusammenhang gebracht werden dürfen, und nicht mit einer Wiederbelebung früher vernichteter Zellindividuen. Man darf doch fragen, wozu denn eine Furchung mit dem ganzen complicirten Apparat von Umlagerung und Verschiebung und Umwanderung des Protoplasmas, wenn jede Partie des Dotters in dem meroblastischen Ei die Fähigkeit hätte, alles Beliebige zu werden, dort Bindesubstanz und Blut, und hier Entoblast. Ehe nicht unverkennbare Belege erbracht werden, welche dafür beweisend sind, tritt jene Auffassung in ihr Recht, welche die zahlreichsten Thatsachen für sich hat. Der Fall an der Keimhaut von Colubor aesculapii steht vereinzelt da und ist im Anschluss an die bereits bekannten Erscheinungen ungezwungen erklärbar, die man in ihrer Totalität unter dem Ausdruck einer mangelhaften Umgrenzung des Furchungsgebietes zusammenfassen kann.

Kidd (33) hat die Frage der „Dotterzellen“ Goette's, der „Parablastzellen“ von Bambecke und Klein (Teleostier) und von Balfour (Elasmobranchier) erschöpfend behandelt und nicht minder die bezüglichen Mittheilungen von His, Waldeyer, Oellacher und Kölliker geprüft. Mit Berücksichtigung seiner eigenen Beobachtungen an dem Huhn kam er zu demselben Schluss, wie ich selbst, dass der Keimhaut fort und fort neue Elemente nachgeliefert werden, so lange, bis sie volkommen ausgebildet ist.[1]

Die Beobachtung Kupffer's giebt nun einen werthvollen Beitrag zu dieser langsamen Art der Furchung, und Coluber aesculapii scheint hierfür ein Paradigma ausserordentlicher Art zu sein. Während ich so die materielle

[1] Diese Untersuchung ist unter der Direction von E. Klein ausgeführt worden, und ich verweise bezüglich weiterer Details auf diese sorgfältige Arbeit.



Seite der Untersuchung Kupffer's vollkommen anerkenne, bestreite ich seine Deutung. Nicht „Dotterzellen“ sind es, die an dem Aufbau der Keimhaut theilnehmen, sondern Elemente einer langsamen, einer gleichsam verspäteten Furchung. Wie lange dieser Prozess dauern mag, ist noch unbestimmt, jedenfalls zwingen uns die jetzt hierüber vorliegenden Erfahrungen noch strenger wie dies bisher geschah, die noch unvollkommenen Keimblätteranlagen von den vollendeten Keimblättern wohl zu unterscheiden. Ist der Entoblast vollkommen entwickelt, wie in den unter Figg. 1 und 2 abgebildeten Stadien, dann hat längst die Furchung aufgehört, und die an ihn herantretenden Dotterkugeln sind nur „Material“ für die verbundenen Zellen des Entoblast. Die Zellen, welche eben jetzt Gasser unter dem Titel „Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe“ beschrieben hat, gehören unter die nämlichen Gebilde, die eben hier besprochen, und die ich in mehreren meiner Figuren angedeutet habe: Figg. 12, 13 und 21 unter dem Buchstaben *F'*.

Wir kennen also jetzt von drei Wirbelthierclassen dieselben Bilder. Wir kennen die Thatsache, dass das Furchungsgebiet schon von Anfang an mangelhaft begrenzt ist, und dass auch die Dauer dieses Processes eigenartige Verzögerungen erfährt, von denen jene bei Coluber aesculapii wohl die stärkste Form sein dürfte. Weder bei dem Vogel noch bei dem Selachier dauert der Furchungsprocess in ähnlicher Weise, und führt so grosse Massen von Furchungszellen der Entoblastanlage zu.

Nachdem schon weiter oben Beweise beigebracht wurden, dass die Gefässe, ohne Betheiligung eines Gefässblattes und ohne Betheiligung mesoblastischer Zellen entstehen, bleibt noch die Entstehung und Herkunft des Blutes aufzuklären. In dem Randwulst, in dem Ringgebiet der Keimhaut, liegt offenbar das Geheimniss verborgen. Dort muss durch die Beobachtung klar gelegt werden: ob aus directen Abkömmlingen der Furchung oder ob aus anderem „Material“ der flüssige Leib des Embryo hervorgeht.

IV. Der Randwulst des Vogels, Reptils und Selachiers.

Der Randwulst ist ganz allgemein aufgefasst die verdickte Peripherie des gefurchten Keimes. An diesem Gebiet, das man auch das Ringgebiet genannt hat, lässt sich unterscheiden:

1) Der zum Ektoblast gehörende Theil, Randwulst-Ektoblast.

2) Der zum Entoblast gehörende Theil, Randwulst-Entoblast.

3) Der dazwischen befindliche Akroblast, ein Keim, aus Elementarzellen bestehend, die ich auf sämmtliche Figuren, welche dieses Gebiet in toto darstellen, mit leicht rother Farbe tingirt habe.

Alle diese einzelnen Theile des Randwulstes sind in der Area opaca enthalten. Erst die mikroskopirende Embryologie hat ihr die Bezeichnung Randwulst gegeben, freilich mit einer ganzen Fülle anderer, von denen ich eine kleine Auswahl in der Note [1] zusammengestellt habe; sie beansprucht durchaus nicht vollständig zu sein.

Bei dem Vogel, dem Reptil und dem Selachier geht zweifellos das Gebiet der Area opaca schliesslich in dasjenige der Area vasculosa über. Seit lange sucht man deshalb in dem Randwulst nach der Entstehung der ersten Blutzellen [2] und betrachtet ihn als Werkstätte für deren Herstellung. Aus den Nachkommen der dort aufgehäuften elementaren Zellen gehen schliesslich die Blutkörperchen hervor. Das zwischen Randwulst-Ektoblast und Randwulst-Entoblast befindliche Zellager nenne ich Akroblast d. h. Randkeim. Er ist auf der Flächenausdehnung das zweite Primitivorgan des Embryo und legt sich unmittelbar nach der Entstehung des Ektoblast an, und zwar an der Umschlagstelle in den Entoblast. An der Area vitellina staut sich augenscheinlich [3] die in die Breite wachsende Zellenmenge der Furchungskugeln an, und die obere Schichte schiebt sich über die untere hinweg. Ein vielschichtiger Zellenhaufen bezeichnet bei dem Vogel wie bei dem Reptil und dem Selachier diese Stelle (Figg. 3, 12, 19—22 roth). Sie ist identisch mit der Urmundlippe bei den Amphibien, welche den Blastoporus begrenzt, identisch mit dem was die Embryologie der Wirbellosen mit Gastrulamundrand bebezeichnet.

Sind die ersten im Innern der Urmundlippe gefundenen Zellen von aussen eingedrungene Wanderer? Ich glaube wir dürfen eine solche Voraussetzung unbedingt von der Hand weisen. Die Elementarzellen an der Urmundlippe stammen direct von Furchungskugeln ab. Angesichts des zweifellos continuirlichen Ueberganges des Ektoblast kann darüber kein Zweifel auftauchen. Meines Wissens ist auch niemals ein solcher laut geworden. Somit exstirt in dem Randwulst ein bestimmtes Kapital ele-

---

[1] Randwulst: His, Kölliker.

Randwulst des Entoderm bedeutet Randwulst-Entoblast.

Keimring: Rauber.

Randwulst = verdickte Peripherie des gefurchten Keimes nach Abzug des Ektoblast: W. Wolff. Dann wurden auch nur einzelne Theile als Randwulst bezeichnet.

[2] — nicht der ersten Gefässe. Denn sie sind, das hat sich schon oben gezeigt, eine spätere Bildung. Das wird jetzt um so zweifelloser, sobald man sich erinnern will, dass in der Area opaca zuerst die Vorbereitungen stattfinden, um schliesslich die gelblichen Haufen der Blutzellen entstehen zu lassen.

[3] Ich will damit nur den Vorgang beschreiben, durchaus nicht erklären. Siehe hierüber His, Erörterungen über das Gesetz des Wachsthums (9).

mentarer Zellen, und es existirt ein bestimmter Zeitabschnitt innerhalb dessen keine Vermischung mit Dotterelementen vorkommt.

Die Mitte der Keimscheibe flacht sich bekanntlich besonders bei den hier in Betracht kommenden Thieren ab. Sie verdünnt sich, während ihr Rand im ganzen verdickt bleibt. Das ist ein beachtenswerther Unterschied beider Theile, der sich noch dadurch verschärft, dass die Mitte über einen See von verflüssigtem Dotter hinwegzieht (Figg. 3, 7 und 8), während die Ufer dieses eiweisshaltigen Beckens die Stützpunkte für den Randwulst der Keimscheibe abgeben. Ich nenne diesen stützenden Ring Dotterwall.[1] In seinem Bereich besteht ein Contact mit dem Randwulst-Entoblast Hier liegt die Entscheidung der uns interessirenden Frage ob Einwanderung oder Incorporirung. Nach dem früher Gesagten kann kein Zweifel bestehen, dass jede directe Einwanderung von Dotterelementen aufgehört hat, sobald der Entoblast der Area vasculosa vollendet ist, und durch Verdauung der Dottersubstanz die ernährenden Stoffe liefert. Allein man kann einwenden, dass so lange das untere Keimblatt noch unvollendet ist, der Einwanderung ja kein Hinderniss im Wege steht. Nehmen wir diesen Fall an, so kann er nur während einer ganzen bestimmten, scharf umgrenzten Entwickelungsperiode stattfinden. Ausgeschlossen bleibt hiervon, wie wir oben gesehen, die erste Anlage des Randwulstes, also die Zeit der Bildung der Urmundlippe und die Periode nach der Vollendung des Kreislaufes. Was die erste Zeit betrifft, so hat noch Niemand von eine Invasion des Dotters gesprochen. Ferner werden selbst die extremsten Vertreter der Parablasttheorie anerkennen müssen, dass mit einer bestimmten Entwickelungsstufe (Schluss des Herzens) die Einwanderung von Dotterzellen irgend welcher Art aufhört. Auch Kupffer's Entstehungsart eines Paraderm endigt schliesslich doch mit der vollkommenen Herstellung des Kreislaufes. Diese Erwägungen helfen, die Untersuchungszeit bestimmt zu umgrenzen. Die Natur gestattet sich freilich innerhalb derselben höchst seltsame Varianten, allein das Ergebniss der zahlreichen Erfahrungen wird im Princip nicht geändert, dass, wenn eine Einwanderung stattfindet, sie nur innerhalb einer beschränkten kurzen Periode geschehen kann.

Wann erscheint dort der Entoblast, wann ist er vollendet, und in welcher Beziehung steht er zu dem Dotterwall? Ueber alle diese einzelnen Fragen gehen die Ansichten weit auseinander. Ich will hier sofort meine Ueberzeugung in kurzen Sätzen darlegen und die Beweise hierfür, soweit sie nicht schon mitgetheilt sind, später folgen lassen.

---

[1] Keimwall: His, Goette.
Dotterwall: Rauber.
Weisser Dotter: Balfour.
Keimwulst: Kölliker.

1) Der Entoblast erscheint zuerst im Bereich des Randwulstes. Die Beweise hierfür sind von der vergleichenden Entwickelungsgeschichte in reicher Fülle in den letzten Jahren beigebracht worden. Sie liegen in all' jenen Schriften, welche zeigen, dass an der Urmundlippe der Ektoblast sich umschlägt in den Entoblast. Bei den Selachiern und den Amphibien, ferner bei den Reptilien können darüber kaum Bedenken entstehen. Selbst bei dem Vogel, bei dem die Untersuchung auf ganz besondere Schwierigkeiten stösst, ist dies niemals bestritten worden, und His erkennt für den Anfang die Existenz des Entoblast und seine scharfe Abgrenzung gegen den Dotter hin ausdrücklich an (30 und namentlich 31, S. 134 u. f.).

2) Der Entoblast ist an dem Randwulst früher vollendet als in der Mitte der Keimscheibe; denn vom Rande des Urmundes her schreitet sein Aufbau, d. h. die Aufreihung der Zellen allmählich gegen das Centrum des Blastoderma fort. Für den Vogel fällt die Beweisführung dieser Angabe sehr schwer, wie aus den zahlreichen widersprechenden Berichten deutlich hervorgeht, denn es gelingt ausserordentlich selten, den Veränderungen des Entoblast zu folgen. Dagegen ist dies wohl bei Reptilien und Selachiern erreichbar, und ich verweise auf die vorliegenden Abbildungen, welche die allmähliche Vollendung des Entoblast vom Rand her erkennen lassen. Dieses Verhalten ist von Werth bezüglich der Beantwortung der dritten Frage, in welcher Beziehung der Dotterwall zu dem Randwulst und speciell zu den Entoblastzellen stehe.

Nach Allem, was ich oben schon über die intracelluläre Verdauung entoblastischer Zellen beigebracht habe, geht meine Ueberzeugung

3) dahin, dass der Randwulst gegen den Dotterwall hin abgeschlossen ist durch eine Zellenschichte, welche als Entoblast zu bezeichnen ist. Dieser Satz bedarf der ausführlichsten Erörterung; denn während einer bestimmten Zeit ist der Randwulst an den Dotterwall scheinbar angepresst.

Vogel.

Die Uebersicht der Verhältnisse ist namentlich bei dem Vogel erschwert, und von allen scheint das Huhn das allerungünstigste Object zu sein. Die Taube liefert nach Janošik bessere Bilder, ebenso der Kanarienvogel (Rauber 42). Nehmen wir nun an, der an den Randwulst angepresste Dotterwall entsende wirklich bestimmte Dotterkugeln in das Innere des Keimwalles, so handelt es sich vor Allem darum, die Zeit des directen Importes zu ermitteln. Die ersten Stunden bleiben, wie schon erwähnt, ausgeschlossen, dann folgt aber eine Periode der Unbestimmtheit, welche

bis zu der 16.—20. Stunde dauert. Nach dieser Zeit giebt der Vorgang der intracellulären Verdauung wieder ein Kriterium für die Beurtheilung an die Hand.

Nur während einer sehr kurzen Periode könnte also von einer directen Masseneinwanderung von geformten Dotterelementen die Rede sein.

Die Entscheidung leidet jedoch nicht allein an dem innigen Contact von Dotterwall und Randwulst, auch nicht ausschliesslich von der Rapidität der physiologischen Wechselbeziehungen zwischen dem wachsenden Keim und dem nährenden Substrat bei dem Vogel, sondern auch von der ganz verschiedenartigen Beurtheilung der in den Randwulst eingeschlossenen Zellen.

Man hat die Elementarzellen, welche in meinen Figuren mit Roth hervorgehoben sind, bisweilen dem weissen Dotter zugetheilt. Aber diese Auffassung ist nicht gerechtfertigt, wie wir schon sahen. Nichts deutet aber darauf hin, dass sie in die Reihe des Dotters gehören. Sie sind Abkömmlinge des Furchungsprocesses, elementare Zellen, welche in dem Randwulst liegen beiben.

Diesen vom Entoblast unabhängigen Theil bezeichne ich als Akroblast. Seine Zellen sind gross, fein granulirt, und mit einem deutlichen Kern versehen; im Anfang dicht gedrängt, rücken sie später auseinander, vermehren sich stark, und es entstehen zwischen ihnen Spalten. Aus den Akroblasten gehen kleinere Zellen, die Poreuten, hervor, welche sowohl axialwärts gegen die Mitte der Keimhaut hin, als peripher wandern, und so an der Umwachsung der Dotterkugel theilnehmen.

Während sich der Randwulst weiter an der Peripherie ausdehnt, schichten sich seine elementaren Zellen zahlreicher über einander, wie ja das Zellenlager des Randwulstes schon von Anfang an viel mächtiger ist als dasjenige in der Mitte der zweiblätterigen Keimhaut.

Wie ein Keil (im Durchschnitt) geformt, treibt er bei dem Hühnchen die Area vitellina vor sich her, und ist dabei durch eine scharf gezogene Grenzlinie von dem darunter liegenden weissen Dotter getrennt. Der Uebereinstimmung mit His in diesem Punkte wurde schon gedacht. Ich führe weiter an: Goette (29, S. 158 ff.) und W. Wolff (45) und wieder neuestens Gasser (26, S. 377) und zwar nach den Angaben des Letzteren noch zwischen der 5. und 9. Bebrütungsstunde!! und selbst noch bei dem Auftreten des Primitivstreifens. Dieser Keil von Furchungselementen ist von einer Entoblastlage bekleidet und ruht auf dem Dotterwall (Figg. 3—6 *R Ent* = Randwulstentoblast).

Bis zu diesem Punkt der Entwickelung beständen über die Deutung der Vorgänge bei dem Vogel kaum erhebliche Schwierigkeiten. Das ist schon ein beträchtlicher Gewinn und ich constatire ausdrücklich, dass in

der Periode unmittelbar nach der Bildung der Urmundlippe noch keine Belege für parablastische Einwanderung vorliegen, im Gegentheil, übereinstimmend wird berichtet, dass um diese Zeit Randwulst und Dotterwall sich scharf von einander abgrenzen.

Bei dem Versuch, die übrigen Erscheinungen des Randwulstes zu deuten, kommen nun für die Eier des Hühnchens fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Während sich nämlich in der Mitte der Keimscheibe ein unverkennbarer Entoblast aufreihte, schwindet an dem Randwulst die frühere scharfe Abgrenzung gegen den Dotter mehr und mehr. Das ist jenes Stadium, in welchem His die Elemente des weissen Dotters in die Keimhaut gelangen lässt. Die neueren Beobachter deuten dieselben Vorgänge in anderer Weise, so Rauber (42), Disse und W. Wolff. Sie sehen Entoblastzellen sich loslösen, ein Netz von anastomosirenden Fortsätzen treiben, dessen Maschen von weissen Dotterkugeln erfüllt werden sollen. Dies Hineinwandern der Entoblastzellen in den weissen Dotter soll der Grund sein, dass beim Abspülen des Keimes stets Dotter zurückbleibt. Eine übereinstimmende Schilderung giebt Janošik namentlich auf Untersuchungen von Taubeneiern gestützt.

„Bei Keimscheiben, an denen der Primitivstreifen in der ersten Andeutung zu sehen ist, begeben sich Zellen von der unteren Fläche des Randwulstes in den Dotterwall hinab! Sie werden mit Dotterkörnern gefüllt, und die Zellenconturen dadurch von dem das Licht stark brechenden Dottermaterial verdeckt. Später bilden sich die Zellen zu einem Netzwerk um, in welchem sie nach allen Richtungen protoplasmatische Ausläufer treiben, die sich mit einander verflechten.“ So scheint ihm die Function des Randwulstes im Wesentlichen in der Zufuhr von Nahrung zu dem Blastoderm zu bestehen. Janošik stellt sich den Vorgang so vor, dass der Dotter in die Elementarzellen aufgenommen und dort zersetzt würde, und die Producte theilweise durch active Bewegung des Protoplasma in die Keimhaut übergeführt würden. Welche der beiden Anschauungen ist nun die richtige? Wandern die Dotterelemente hinauf oder steigen die Zellen des Randwulstes hinab?

Ehe wir die Entscheidung suchen, handelt es sich vorher noch um eine Uebersicht des Sachverhaltes. Der Entoblast sei vollendet und dann begrenze er als Gastrula-entoblast die Gastrulahöhle, welche von verflüssigtem Dotter gefüllt ist. Während also in der Mitte der gekrümmten Keimhaut Klarheit herrscht, fehlt dieselbe in diesem zweiblätterigen Stadium im Bereich der Urmundlippe, wo sie, wie wir eben gesehen, noch kurz vorher herrschte (s. die Figg. 3 und 4). Während also unmittelbar nach der Umbiegung des Ektoblast in den Entoblast die Verhältnisse noch klar liegen, weiss jetzt Niemand mehr: wandern Dotterzellen hinauf, oder steigen die

Entoblastzellen hinab? Dieselben Deutungen kehren immer wieder, und alle Bilder zeigen trotz des Gegensatzes der Ansichten stets dasselbe Aussehen und werden übereinstimmend abgebildet. Die Methoden sind vortrefflich, die Instrumente werden so vollkommen beherrscht, dass die Schnittdicke die eines Zellendurchmessers nicht überschreitet, und dennoch ist keine Entscheidung zu finden.

Das rührt davon her, dass die Keimhaut des Hühnchens für die Entscheidung des wichtigsten Punktes ein beinahe unbrauchbares Object ist. Nur folgendes Merkmal von Werth lässt sich feststellen:

Die ganze Art, wie sich der Ektoblast in den Entoblast umwendet, s. die Figg. 3—6 und die sofortige Aenderung des Aussehens der untersten unmittelbar dem Dotterwall anliegenden Zellen in längliche Gebilde zeigt, dass der von mir als Randkeim mit Roth bezeichnete Zellenhaufen nicht zu dem Gastrula-Entoblast gehört.

Vollständiger und klarer als bei dem Hühnchen liegen die Verhältnisse bei Reptilien und Selachiern (s. die Figg. 12 und 13 und 19—22). Dort ist die unterste Zellenschichte der Keimhaut im Bereich des Dotterwalles leicht als Entoblast von dem Akroblast zu unterscheiden.

Für die Beurtheilung der untersten Schichte des Entoblast bei dem Hühnchen und zwar dort, wo er in Contact ist mit dem Dotterwall, und wo so verwickelte Zustände, freilich nur während einer kurzen Entwickelungsperiode herrschen, muss man ferner die Beobachtung mit in Rechnung bringen, dass die Urmundlippe verdaut.

Was His zuerst bestimmt erkannte, dass dort körperliche Elemente des Dotters aufgenommen werden, ist vollkommen richtig.

Berücksichtigt man vorurtheilsfrei die ganze vorliegende Discussion und Beobachtung über diesen wichtigen Punkt, so kommt man zu der Ueberzeugung, dass keiner der folgenden Forscher, und selbst nicht die härtesten Gegner etwas anderes wahrgenommen haben, als die Aufnahme körperlicher Dotterelemente dort, immer an ein und derselben Stelle. Einwanderung ist hierfür nicht der zutreffende Ausdruck, weil damit dem Dotter active Kräfte zugeschrieben werden, die er nicht besitzt. Der Dotter ist passiv, er wird — incorporirt. Die Entoblastzellen sind es, welche ihn in sich aufnehmen. Man darf aber auch nicht sagen, die Entoblastzellen steigen hinab, ebensowenig als man dies von Darmepithelien aussagen dürfte. Sie bleiben unverändert an ihrer Stelle. Mit der Grössenzunahme der Entoblastzellen, ihrer Füllung mit Dotterkugeln und der Vergrösserung der sich vermehrenden Akroblasten: damit sind die verschiedenartigen Bilder des Randwulstes erklärbar. Daher rühren die zahlreichen Modificationen, denen man immer begegnet, eine wechselvolle Anordnung, die nur mit dem Vorgang der intracellulären Verdauung übereinstimmt. Es wan-

dern zu keiner Zeit Zellen hinauf oder hinab, sondern die Dotterelemente werden von der Reihe des Entoblastlagers incorporirt.

Die Elemente des weissen Dotters spielen also eine vollkommen passive Rolle, sie sind nicht actives Protoplasma, sondern Nährmaterial. Es sind keine „Dotterzellen", welche als secundäre Furchungsgebilde in die Höhe ziehen, um die Keimhaut zu bilden, sondern für die Verdauung bestimmte Theile des Eies, denn die „Dotterkugeln machen wirklich den Inhalt der betreffenden Zellen aus." Nach meinen Beobachtungen scheint mir die principielle Seite der Frage entschieden: Der Dotter liefert keine Zellen in das Innere der Keimhaut. Die untersten Zellen des Randwulstes übernehmen sofort nach der Bildung der Urmundlippe dort ihre physiologische Rolle, und erweisen sich als ächte verdauende Zellen alles dessen, was ihnen in die Nähe kommt.

Die Stoffe überliefern sie an die Akroblastzellen. Im Anfang ist der Process so stürmisch, die Zerstörung der Dotterelemente so massenhaft, dass es bei dem Hühnchen schwer hält, die Grenze zwischen Blastoderm und Dotter festzustellen. —

Ich bin mit der Erzählung des Endresultates, der eigentlichen Beschreibung des Processes voraus geeilt. Sie soll in Verbindung mit den Bildern hier nachfolgen, wobei ich wieder von den vorgerückten Stadien zu den ersten rückwärts schreite. Die Fig. 10 Keimhaut eines Hühnchens 6. Stadium (beginnende Thätigkeit des Kreislaufes) zeigt die Zellen des Entoblast in verschiedener Grösse, grosse Dotterkugeln enthaltend und viel Protoplasma, das durch die Behandlung mit Reagentien jedenfalls beträchtlich geändert wurde. Protoplasmatische Netze durchziehen die Zellen, dazwischen sind helle, jetzt leere Räume bei Nr. 2, die Kerne häufig an eine Stelle der Wand gedrängt. In anderen Entoblastzellen sind grössere Dotterkugeln bei Fig. 9 Nr. 1—3 auf verschiedenen Stufen des Zerfalles.

In Fig. 10 Nr. 3 ist eine im Vergleich zu dem Protoplasma gewaltige Kugel, welche aufgenommen werden soll. Während diese Entoblastzellen zweifellos in energischer Thätigkeit begriffen sind, befinden sich andere in einem Ruhezustande (Fig. 10, Nr. 4). Sie sind klein zusammengezogen, und Dotterelemente fehlen in ihrem Inneren. Es spielen hier ähnliche Vorgänge, die wir durch die schönen Untersuchungen Heidenhain's bei secernirenden Drüsen kennen gelernt haben. Fig. 9 aus dem Bereich der Area vasculosa zeigt dieselben Bilder. Fig. 8 zeigt ebenfalls verdauende Entoblastzellen im Bereich des Randwulstes zur Zeit der Entstehung der Markrinne, also in einem noch früheren Stadium. Je weiter wir nun zurück greifen, desto unbestimmter wird der Entoblast. In Fig. 6 sind zwar die Entoblastzellen noch gut zu erkennen, in Fig. 5, ungefähr die 16. Stunde, ist dies aber weniger der Fall, und Verwechslung mit Dotter liegt nahe.

Der ganze Randwulst hat oft das Aussehen von Dotter, so massenhaft findet die Incorporirung der Dotterelemente statt. Nur mit grosser Mühe gelingt es, und oft nur stückweise und auf Umwegen, die Bilder in dem Bereiche des Randwulstes bei dem Hühnchen zu verstehen.

Die Sicherheit der Deutung verlangt nun noch, dass während dieser Entwickelungsstufe auch noch die Abgrenzung gegen den Dotterwall hin gezeigt werden könnte. Auch diese letztere Forderung ist bisweilen erfüllbar. An Keimhäuten, welche nicht vom Dotter abgelöst, sondern mit demselben geschnitten wurden, ist der Randwulst nach unten begrenzt von einer feinkörnigen Schicht, welche offenbar von verflüssigtem Dotter herrührt. In gleicher Weise lauten die Erfahrungen von W. Wolff und Born (24, S. 357).

So ist also erweisbar, dass der Entoblast gegen den weissen Dotter auch im Bereich der Urmundlippe eine bestimmte, nachweisbare Abgrenzung besitzt: ein Beweis mehr, dass die Dotterkugeln durch die verdauenden Zellen der Urmundlippe aufgenommen, incorporirt und gelöst werden.

Die Vorgänge bei der Incorporirung der Dotterelemente in den Randwulst-Entoblast sind die Veranlassung geworden, dass ein und dasselbe Gebilde an dem Randwulst sehr verschieden aufgefasst, und bald als Randwulst selbst, bald als Dotterwall bezeichnet wurde. In den vortrefflichen Abbildungen, welche z. B. Goette gegeben hat (29), ist der Randwulst auf der Fig. 4, Durchschnitt durch den Keim eines Eileitereies, in der Fig. 5 Durchschnitt durch den Keim eines frisch gelegten Hühnerkeimes vollkommen richtig bezeichnet und gegen den Dotter abgegrenzt; auf der Fig. 7 Medianschnitt durch den Keim aus den ersten Stunden und der detaillirten Darstellung derselben in Fig. 38, Taf. XII, erscheint der verdauende Entoblast dagegen als Dotterwall bezeichnet, was in Wirklichkeit einem Theil des Randwulstes entspricht. Das rührt davon her, dass der Entoblast der Area opaca bereits mitten in seiner physiologischen Thätigkeit begriffen ist, die Zellen dabei gross, geschwellt und auch vermehrt sind. So kam es, dass gerade sie als Dottergebilde aufgefasst wurden, offenbar deshalb, weil in ihnen in Wirklichkeit Dottertheile erkennbar sind. Dabei sind zwei Erscheinungen hervorzuheben, die Goette sehr scharf durch seine Abbildungen kennzeichnet: die Abgrenzung des Randwulstes[1] nach unten, und das Vorhandensein von Zellen in demselben, welche er nach dem damaligen Stand unserer Kenntnisse für Mesoblastzellen erklärte. Damals war noch nicht erkannt, dass dieser sich von einer anderen Stelle aus bilde. Dieselbe irrige Deutung weisen die Figg. 40, 41, 42, 43 und 46, Taf. XII auf, während die Fig. 37 derselben Tafel wieder die richtige Bezeichnung erhalten hat. Heute müssen die an dieser Stelle angehäuften Zellen anders, nämlich

[1] seines vermeintlichen Keimwalles.

als Akroblastzellen bezeichnet werden. Selbstverständlich ist diese Verschiedenheit in den Bezeichnungen nicht unbewusst von Goette gemacht worden. Er hatte die Ueberzeugung, dass diese Partie der Area opaca losgelöst, und in den Keimhöhlenboden übergegangen sei (29, S. 181). Später soll sie sich wieder vereinigen, denn der Dotterwall soll sich auflösen: es treten immer grössere Lücken auf in dieser compakten Zellenmasse, welche durch einströmende Flüssigkeit gebildet, die indifferente Schicht in ein netzförmiges interstitielles Bildungsgewebe verwandelten. Diese ganze Schilderung und Auffassung wird erst jetzt verständlich.

Der Nachweis der verdauenden Fähigkeit der Zellen an der Urmundlippe klärt die Widersprüche auf, die in der ganzen Deutung über Anordnung und Verhalten der Theile liegen. Die „Lücken" sind die geblähten Zellen, das „netzförmige interstitielle Bildungsgewebe" ist die Masse des in den Zellen vorhandenen, durch unsere Reagentien körnig niedergeschlagenen Protoplasmas u. s. w. Die weissen „Dotterzellen", von denen mehrfach beberichtet wird,[1] sind die von den Entoblastzellen aufgenommenen und zerklüfteten Dotterballen.

Wie aus dem eben Mitgetheilten hervorgeht, namentlich auch im Vergleich mit meinen Abbildungen und den in der Literatur vorliegenden, so hat man vielfach Partien, welche dem Randwulst zugehören, für solche des Dotterwalles angesehen. Daher rührt eine ergiebige Quelle von Missverständnissen. Es wäre nicht schwierig, noch eine ganze Schaar von Literaturbelegen beizubringen. Allein sie würden doch wenig nützen. Zunächst kommt es darauf an, dass sich die Anschauungen über die Zusammensetzung des Randwulstes klären.

Wer der Meinung ist, dass derselbe zu einer bestimmten Zeit nur aus einer dünnen einschichtigen Ektoblastlage bestehe, welche auf einer von groben Dotterkörnern und Dotterkugeln durchsetzten Schicht aufruht, wird zu den von mir gegebenen Abbildungen sich zunächst ablehnend verhalten. Das Vertrauen wird dabei keine geringe Rolle spielen, denn Jeder weiss, dass solche deutliche Praeparate, wie sie meine Figg. 5 und 6 darstellen, in toto von dem Randwulst des Hühnchens nicht zu bekommen sind. Es sind immer nur grössere oder kleinere Stellen, welche einen Einblick gestatten. So sind denn diese Bilder in Wirklichkeit Compositionen, welche auf Grund zusammenhängender Reihen entworfen wurden. Uebersichtsbilder sollten sie gleichzeitig sein, um die Reihe der Veränderungen festzustellen, welche das Keimringgebiet im Laufe der ersten 25—30 Stunden erfährt, von dem Augenblick an, in welchem die Umschlagungsstelle des

[1] Goette, 29, Figg. 43 und 46.

Ektoblast an der Urmundlippe, den Entoblast mit dem Dotter in Contact bringt.

Mit besonderem Nachdruck wurde bisher die ausgedehnte Schichte des Akroblastes berücksichtigt, der mit rother Farbe tingirt eine Reihe von verschiedenen Vorgängen erkennen lässt, und zwar:

1) Grössenzunahme der einzelnen Elementarzellen (Fig. 5 *m*). Um den Kern erscheint ein heller Hof, eingeschlossen von körnigem Protoplasma; die Zellengrenzen sind verwischt. Theilungen der Kerne sind unverkennbar, schon oft gesehen und beschrieben: His, Rauber, Disse u. A.

2) Bildung von neuen Zellen, welche in die Höhe steigen und unter dem Ektoblast sich ansammeln. Es ist dies die zweite Generation der Akroblastes, die ich, um ein Wort für sie zu besitzen, Poreuten[1] nennen will. Sie bestehen aus einem grossen Kern mit Kernkörperchen, der sich mit körnigem Protoplasma umgiebt. In kurzer Zeit findet man sie in grosser Menge in den mit seröser Flüssigkeit gefüllten Spalten unter dem Ektoblast. Sie bilden dort eine in grösserer Ausdehnung zusammenhängende Schichte, die oft als „Gefässplatte" bezeichnet wurde.

In Fig. 6 ist die Entstehung und Anhäufung der Poreuten in voller Thätigkeit. Einmal entstanden, vermehren sie sich offenbar selbständig und ohne weiteres Zuthun der Randkeimzellen. Haufen von solchen Poreuten, welche in kugeligen Ballen angetroffen werden, Fig. 6 und 8 *p* liegen stets unter dem Ektoblast.[2]

3) Mit der Vermehrung der Poreuten schwindet nach und nach das noch vorhandene Protoplasma der Akroblasten, und schliesslich existiren in dem Randwulst zwischen Ekto- und Entoblast nur mehr Elemente der zweiten Zellengeneration (s. Fig. 8). Diese Lage entspricht wieder dem Gefässblatte, oder der Gefässplatte, oder dem peripheren Mesodermantheil der Autoren.

4) Die Poreuten sind exquisite Wanderzellen, eine Eigenschaft, welche His zuerst an ihnen bemerkt hat, und die von vielen Beobachtern anerkannt ist. Sie besitzen keine Membran, sondern zeigen einen vielge-

---

[1] Embryonale Wanderzellen.

[2] Jene Gebilde, welche bald als „Dotterzellen", bald als „Megasphären" bezeichnet werden, können ganz verschiedene Gebilde sein, unmittelbar unter dem Ektoblast liegen die Zellenballen der Poreuten; auf dem Keimhöhlenboden finden sich grosse Dotterkugeln mit kleinen fettähnlich glänzenden Körperchen, welche keine Zellen sind. Gegen ihre vermeintliche Zellennatur hat sich eben jetzt Gasser (28) ebenfalls ausgesprochen.

staltigen Protoplasmaleib ähnlich wie die wandernden Zellen (Blutzellen) der Wirbellosen und die wandernden Zellen der Wirbelthiere. Es ist mit grosser Wahrscheinlichkeit vorauszusetzen, dass die Poreuten einen hohen Grad von Bewegungsfähigkeit besitzen.

5) Die Nachkommen der Poreuten werden:

a) rothe, mit Kern versehene Blutkörperchen,

b) Zellen der Kapillaren und der Innenwand der Gefässe.

Mit grosser Wahrscheinlichkeit darf man annehmen, dass aus ihnen ferner entstehen:

a) die verschiedenen Formen der Stützsubstanz-Zellen,

b) die weissen Blutzellen und vielleicht

c) die organischen Muskelfasern (Rauber).[1]

Die letzteren Annahmen lassen sich nicht direct durch die Embryologie erweisen, sondern lediglich aus anderen Thatsachen zur Zeit erschliessen. Jedoch ist die Summe der Gründe schon sehr ansehnlich gewachsen (s. His, Parablast 82). Der Uebergang der Poreuten in Blut und die Innenhaut der Gefässe ist jedoch unzweifelhaft.

Die Arbeitstheilung tritt ein, und beide Zellenarten erhalten sehr verschiedene Eigenschaften. Dennoch scheint es, dass oft spät noch die frühere Verwandtschaft deutlich erkennbar wird.

Wenn die auf den Figuren roth tingirten Elementarzellen als die Erzeuger der Stützsubstanzzellen aufgefasst werden dürfen, und ich glaube, dass viele Gründe hierfür sprechen, dann existiren zwischen Ento- und Ektoblast noch mehrere derselben Abstammung. Bisher war nur von jenen die Rede, welche unmittelbar in dem Randwulst eingeschlossen liegen. Allein Elementarzellen derselben Art ziehen sich

1) gegen die Mitte der Keimhaut hin; es ist dies eine langgestreckte doppelte und dreifache Reihe, s. Fig. 3, 4, 12, 13 (die intermediäre Schichte von His);

[1] Die Capillaren sind contractil, die Wanderzellen sind contractil und es ist sehr wahrscheinlich, dass bei den Amnioten die Contractilität des Amnion von den eingewanderten Poreuten, statt von den Mesoblastzellen herrührt. Ist dies der Fall, dann vermindert sich der Gegensatz, der heute noch zwischen den Nachkömmlingen des Mesenchymkeimes bei Wirbelthieren und Wirbellosen besteht.



2) eine keilförmige sich verjüngende Schaar treibt entgegengesetzt nach dem Aequator des Eies hin, ebenfalls eingeschlossen zwischen Ekto- und Entoblast. (**Rauber, Wolff**) s. meine Figg. 4, 5 und 6.

Die oben entwickelte Auffassung des Mesoblastes bringt es mit sich, dass ich auch diese intermediäre Schichten weder dem Mesoblast noch dem Entoblast zuzähle. Namentlich eine Zutheilung der medianwärts liegenden zu dem Mesoblast würde geradezu auf Schwierigkeiten stossen. Früher konnte dies noch geschehen, da pflegte man ja alles Material, das sich zwischen den beiden primären Keimblättern vorfand, ohne Unterschied so zu bezeichnen. Heute ist dies nicht mehr gestattet, nachdem der Mesoblast von einem axial liegenden Streifen seinen Ursprung nimmt.

W. **Wolff** ist deshalb auch gegen Zutheilung dieser Schichte zu dem Mesoblast (45, S. 54). Auch sie ist für ihn Keim für Blut und Gefässe. Ihre Lage und ihre Herkunft, die Thatsache, dass sie zu keiner Zeit ein geschlossenes und blattartiges Gefüge annimmt, wie es doch schliesslich selbst noch die Mesoblastzellen thun, führt dahin, auch sie den Poreuten zuzuzählen. Ob nun alle diese medial wandernden Keime bei den höheren Wirbelthieren in dem Dienst des Organismus als Stützsubstanz stehen, ist heute noch nicht zu sagen. Ich behalte mir hierüber die Entscheidung offen.

Was die oben erwähnte keilförmig angeordneten Zellenschaaren betrifft, welche gegen den Aequator zu forschreiten, so ist zunächst zu bemerken, dass sie nicht dem Ektoblast angehören. Niemals ist, glaube ich, eine solche Ansicht aufgetaucht. Sie wandeln sich auch nicht zu Entoblastzellen um, sondern tragen die Keime der ersten Stützsubstanz, die Keime des Blutes mehr und mehr in die Peripherie. Doch bedarf dieser von W. **Wolff** besonders genau beschriebene Zellenkeil noch weiterer Untersuchung. Ich möchte in dieser Hinsicht nur hervorheben, dass ich dessen Abkömmlinge, also Haufen von Poreuten, gefunden habe in Bezirken wo jede Spur einer mesoblastischen Zelle fehlt, fern abseits von der Vena terminalis im Gebiet der Area vitellina!!! Das scheint mir mit einer der stärksten Beweise zu sein für ihre Unabhängigkeit von jenen Schichten, welche man als animale und vegetative Lamelle des Mesoblast bezeichnet.

Ehe ich in diesen Erörterungen über den Randwulst fortfahre, ist es eine Pflicht, die Frage zu berühren, ob der ganze Kreis des Randwulstes als Lager für den Keim aufgefasst werden dürfe, oder ob nicht ein Theil desselben noch andere Elemente enthalte. **His** hat (31) diese wichtige Discussion aufgenommen, und ich möchte, was namentlich die historische Seite betrifft, auf seine Erörterung verweisen. Er giebt sein Urtheil (31, S. 161)

dahin ab, dass die Betheiligung des Randwulstes an der Rumpfbildung des Embryo kaum zulässig erscheine. Ihm gegenüber steht Rauber, der ebenfalls diese wichtige Frage von vergleichenden Gesichtspunkten aus wiederholt untersucht hat (s. vorzugsweise die Abhandlung 15). Er setzt Urmund und Primitivrinne einerseits, Randwulst und Primitivstreifen andererseits in genetische Beziehung.

Dieser Gedanke ist in der letzten Zeit, namentlich seit der Entdeckung des neuro-enterischen Canales durch Gasser noch weiter verfolgt worden. Es stellt sich dabei immer deutlicher heraus, dass der Randwulst allerdings in Beziehungen zu der axialen Anlage steht. Allein in welcher Ausdehnung dies der Fall, harrt noch der Entscheidung. Ich sehe von den Selachiern an durch die ganze Reihe hindurch die Tendenz immer deutlicher hervortreten, die axiale Anlage von der „Randstellung" mehr und mehr zu befreien, und bei Reptilien und Vögeln ist dies schon in einem hohen Grade geschehen. Nur das hintere Drittel des Randwulstes ist bei den letzteren vielleicht noch als embryoplastisch zu betrachten, wenn damit ausgedrückt werden soll, dass dessen Theile für die Herstellung axialer Gebilde verwendet werden. Aber auch hierüber sind in der letzten Zeit Bedenken, selbst gegen Koller's Angaben geäussert worden, so z. B. von Gasser (26 und 27) und wie ich glaube mit Recht. Sieht Koller (34) doch selbst, dass um die achte Stunde der Bebrütung die Sichel häufiger, als in früheren Stadien in das Bereich der Area pellucida gerückt ist. Ferner ist daran zu erinnern, dass trotz der Randknospe und ihres rapiden Wachsthums noch massenhafte Zellen in dem Randwulst vorhanden sind (s. Querschnitt des Selachierembryo Figg. 21 und 22) ein weiterer Beweis, dass nicht Alles von dort in den Leib des Embryo hineinwandert. Bei Vögeln, Reptilien und Fischen lässt sich deutlich erkennen, wie nach der Entstehung der Primitivrinne das selbständige Wachsthum des Embryonalfeldes den Randwulst nicht blos seitlich, sondern auch hinten von der axialen Anlage wegdrängt, und so das Gebiet der peripheren oder Blutanlage isolirt. So geht man jedenfalls nicht fehl, wenigstens die vorderen Zweidrittel ausschliesslich für die Bildungsstätte des Blutes anzusehen. Das ist schon im Hinblick auf das Sichtbarwerden der Blutzellenhaufen vollkommen zutreffend, wobei sich ein allmähliches Vorschreiten von hinten nach vorn bemerkbar macht.

Mit der Theilnahme der Akroblasten an der Bildung des Blutes und an der Umwachsung des Dotters wird die Aufgabe getheilt, welche bisher dem Mesoblast ausschliesslich zugesprochen wurde. Ja, diese meine ganze Betrachtungsart ist sogar darauf gerichtet, einen gewissen Unterschied zwischen diesem und den Akroblasten aufzustellen, und den Gegensatz zu

verschärfen, der zwischen der axialen Anlage des Embryo und der peripheren, der Anlage seines Blutes besteht.[1]

Diese Unterscheidung scheint mir aber nicht nur erlaubt, sondern geradezu geboten. Der Mesoblast entsteht erst zur Zeit der Bildung des Primitivstreifens (Kölliker, Hensen (20) Lieberkühn (22) u. A. Darüber sind gar keine Zweifel mehr möglich. Areae, die noch keinen Primitivstreifen haben, sind ohne Mesoblast. Kölliker nennt sie „ihrer ganzen Ausdehnung nach zweiblätterig", was nach früheren Sprachgebrauch richtig, doch nach meiner Auffassung nicht mehr ganz zutreffend ist, denn die Zellen an der Umschlagstelle zwischen Ektoblast und Entoblast können weder dem ersteren noch dem letzteren zugetheilt werden, sondern bilden eben ein embryoplastisches Gebiet für sich. Sie sind der Grund, warum die Keimhaut einen Randwulst besitzt, eine Area opaca, sie sind das Material für die Blutbildung, und was die Hauptsache ist, sie sind früher da, als der Mesoblast. Zahlreiche sich anscheinend widersprechende Beobachtungen[2] zuverlässiger Forscher lassen sich auf Grund einer solchen Voraussetzung zu einem Gesammtbild vereinigen.

Uebrigens hat ja His schon in seiner 1876 erschienenen Untersuchung (30), die Frage von der Herkunft des Parablastes aus Elementen des weissen Dotters mehr in den Hintergrund gestellt, und die örtlich gesonderte Entstehung des Blutes betont, indem er feststellte:

1) die Entstehung in der Peripherie des Embryo, und

2) das allmähliche Vordringen in die einzelnen Spalträume.

In der That sind dies zwei Erscheinungen, denen wir vom Selachier aufwärts Schritt für Schritt begegnen, und von denen auch O. Hertwig zugesteht, dass sie für das Mesenchym eine Bedeutung haben können. Die Entwickelung desselben ist durch ihn und seinen Bruder für die Wirbellosen überzeugend nachgewiesen, und die Zustimmung von zoologischer

[1] Dadurch werden keineswegs die Anschauungen über eine paarige Entwickelung des Mesoblast berührt (Balfour — O. Hertwig), ebensowenig die Verschiedenheit desselben in dem vorderen und hinteren Bereich des Embryo, wofür ja viele Belege vorliegen (Kölliker).

[2] His lässt den archiblastischen Theil sich in loco von den primären Keimblättern abspalten und dazwischen den Parablast als etwas Fremdes von aussen hineinwachsen. O. und R. Hertwig vertreten in vielen Punkten dieselbe Ansicht, sie leiten ja auch alles von den beiden primitiven Blättern her, sowohl den Mesoblast, als auch das Mesenchym von einer Auswanderung von Zellen. Bezüglich der ersten Etappe sind also beide Anschauungen identisch, His geht nur noch weiter zurück, und so steckt in seinem Ausdruck „Parablast" ein weiterer Begriff, der sich in einem wesentlichen Punkt nicht mit den Anschauungen deckt, welche die Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen geliefert hat. Aber höchst beachtenswerth bleibt doch die obige auch von O. Hertwig (8, S. 815) ausdrücklich anerkannte Uebereinstimmung.

Seite (z. B. Selenka 96 und Hatschek) ist sehr vertrauenerweckend, ja ich bekenne gern, dass mich erst die Entdeckungen der Brüder Hertwig in der Coelomtheorie muthig genug machten, mit meinen Beobachtungen hervorzutreten. Ob schliesslich alle jene histologischen Elemente, welche bei den Wirbellosen aus diesem Keim hervorgehen sollen, auch daraus entstehen, wird die Zukunft entscheiden, in den Hauptumrissen, bezüglich des Stützgewebes, scheint mir das Richtige getroffen. Andererseits sind aber für die meroblastischen Eier der Wirbelthiere die Untersuchungen von His strenge genommen die einzigen, welche positive Hinweise enthalten, alle späteren bieten dem Fragenden nur negative Seiten, und ihre Hauptstärke besteht in dem mehr oder minder entschiedenen Kampf gegen jene positiven Angaben. Dennoch sind sie werthvoll, enthalten sie doch eine Fülle von Beobachtungen über die Keimhaut und namentlich den Randwulst.

Der bewegende Einfluss der Arbeiten des Leipziger Anatomen liegt, wie ich schon oben hervorgehoben habe, in der Theorie eines Keimes für die Stützsubstanz, der von dem an der Primitivrinne sich einfaltenden Mesoblast nicht abgeleitet werden kann. Ferner in dem Hinweis auf das periphere Gebiet der Keimhaut als des nächsten Ausgangspunktes. Wenn nun er selbst den principiellen Schwerpunkt der Frage nicht mehr darin sucht, ob die Bindesubstanzanlage aus dem ungefurchten Keime stammt, sondern darin, dass sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht, als die der Anlagen der übrigen Theile, so ist diese Reserve sicherlich von sehr grossem Werthe für eine Verständigung in dieser schwebenden Discusion.

Prüfen wir aber jetzt die Akroblastzellen der Reptilien in ihrem entwickelungsgeschichtlichen Verhalten.

Randwulst des Reptils.

Sobald aus der biconvexen Masse des Blasderma sich die ektodermalen Zellen ausscheiden, erhalten sie sofort eine sehr markante Charakteristik gegenüber den übrigen Gebilden des Keimes. Sie sind klein und hell, im Gegensatz zu den unter ihnen liegenden, die an Umfang beinahe doppelt so gross sind. Alle Zellen enthalten kleine glänzende Dotterkügelchen, allein diejenigen des Entoblast sind viel zahlreicher. Dieser Gegensatz steigert sich mehr und mehr. Die in ihrer Zusammensetzung schon differente Keimhaut streckt sich wie bei dem Huhn durch Flächenwachsthum in die Weite, und sofort wird der Gegensatz bemerkbar zwischen der Mitte und dem Rande. Es entsteht der umgrenzende, verdickte Wulst, an welchem der Ektoblast in dem Entoblast sich umwendet, und eine Zellenmasse an der Umschlagsstelle einschliesst, welche ich hier wie bei dem Hühn-

chen als Akroblasten bezeichne (Figg. 12 und 13 *m*). Ueber ihr weiteres Schicksal finde ich keine bestimmten Angaben in der Literatur. Man scheint vorzugsweise geneigt, sie bei weiterer Entwickelung an dem Aufbau des Mesoblast sich betheiligen zu lassen, wie man das auch wirklich bisweilen ausgesprochen findet.

Dagegen ist aber einzuwenden, dass nach Vollendung jener continuirlichen Schichte von Keimblattzellen, welche die volle Berechtigung für die Bezeichnung Entoblast abgiebt, noch immer Zellenmassen in dem verdickten Rande zurückbleiben, deren Verwandte sich allerdings nach der Mitte der Keimscheibe hinziehen, aber an der Entstehung des mittleren Keimblattes nach allen Erfahrungen keinen Antheil haben, keinesfalls im Beginn seiner Entstehung, welche vom Canalis neuro-entericus aus eingeleitet wird. Es ist hier nicht die Aufgabe, diesen Process weiter zu folgen, ich erwähne nur die erwiesene Verdickung in dessen Umgebung, welche alle Beobachter: Strahl, Balfour (1 und 45*a*) Kupffer, Hertwig und in der jüngsten Zeit C. K. Hoffmann betonen (47). Diese Mesoblastanlage hängt aber, was wohl in Betracht kommt, mit den Zellen des Randwulstes nicht direct zusammen.

Aus alledem geht hervor, dass wenn auch solche Zellen, die ich noch als besonderen Keim bezeichne, und die in den Figg. 12 und 13 nach der Mitte zu ebenfalls mit Roth hervorgehoben sind, an der Anlage des Mesoblast sich betheiligen sollten, dies zweifellos nur in einem sehr bescheidenen Grade geschehen kann, dass es nur jene sein werden, welche in die Nähe der centralen Anlage gelangt sind. Der Randwulst mit seinem Zellenlager ist vor aller und jeder Mesoblastanlage vorhanden; er ist also bei den Reptilien, was seine Entstehung und Zusammensetzung betrifft, ebenso beschaffen wie derjenige der Vögel. Er besteht aus grossen Zellen, welche oft in 5—6 Reihen übereinander liegen. Die Mitte des Blastoderma enthält dagegen zu dieser Zeit, abgesehen von dem Ektoblast, erst zwei Zellenlagen. — Der Randwulst ruht auf einem Dotterwall, der aber im Anfang aus einer durchsichtigen Masse besteht, und noch keine Anhäufung von Dotterkugeln zeigt. Die Grenze zwischen Randwulst und Dotterschichte ist um diese Zeit sicher zu erkennen; bei der Eidechse wie dort bei dem Huhn biegt sich ferner die obere Keimschicht in die untere um und bildet den Gastrula-urmund.[1] Das Gastrula-entoderm ist also am Umschlagsrand zuerst vollendet, und erst langsam, wie bei dem Huhn, reihen sich andere Keimblattzellen an einander, um die Furchungshöhle abzuschliessen. Bei der

[1] Hier darf ich wohl andeuten, dass sich noch eine weitere Uebereinstimmung des Akroblast dieser Wirbelthiere mit dem Mesenchym der Wirbellosen aufdrängt, nämlich die Abstammung von dem Ektoblast. Allein ich spreche dies nur andeutungsweise aus.

Eidechse lässt sich demnach der Urmundrand mit aller Klarheit beobachten. Die Figg. 12 und 13 zeigen den Querschnitt durch die Mitte einer Keimscheibe, an der noch keinerlei axiale Anlage zu bemerken war. Der Gegensatz zwischen der Mitte der Keimhaut und dem Randwulst ist vollkomm enutlich. Hier wie bei dem Vogel besteht derselbe:

1) aus Ektoblast, i. e. Randwulst-Ektoblast.

2) aus Entoblast, i. e. Randwulst-Entoblast

3) aus Elementarzellen: dem Akroblast (roth).

In meinen Beobachtungen fehlen die nächsten Uebergangsstadien bis zur Anlage des Mesoblast, wie ihn die Fig. 14 zeigt. Jedoch bin ich im Stande, diese Lücke durch die Literatur auszufüllen. C. K. Hoffmann beschreibt ein noch weiter vorgeschrittenes Stadium, ebenfalls noch ohne Mesoblast!! Längsschnitt durch eine Keimhaut von Lacerta viridis (47 in Fig. 5) abgebildet. Die Keimhaut ist von ungleicher Dicke. An dem vorderen Ende ist zwischen Ekto- und Entoblast nur eine einzige Zellenschichte, während an dem hinteren der Randwulst noch seine frühere Dicke besitzt, und aus ca. 10 Zellenreihen besteht. Dieses Verhalten stimmt vollkommen mit der Erscheinung, dass in der hinteren Hälfte die Blutinseln zumeist auftreten, und erst später nach vorn gelangen.

Noch immer fehlt ein Mesoblast. Erst Keimscheiben, welche den Beginn des Canalis neuro-entericus zeigen, lassen die centrale Mesoblastanlage erkennen. Ihre Zellenmassen erscheinen von etwas anderem Lichtbrechungsvermögen als jene des Entoblast oder des Randwulstes.

Die Auflösung des Begriffes Mesoderm in zwei nach ihrer Anlage verschiedenen Gebilde, in Mesoblast und Akroblast scheint mir also gerade durch das Studium der Entwickelung der Reptilienkeimhaut ebenfalls wohl begründet. Ein Theil des Embryo entsteht im Bereich des Embryonalschildes, der andere in dem Randwulst.

Von der ersten Anlage des Canalis neuro-entericus bis zu der Entwickelungsstufe mit vier und sechs Urwirbeln (Fig. 2) fehlen mir leider wieder die Uebergänge. In denjenigen Stadien, die ich untersucht und abgebildet habe, ist der Entoblast mit vollkommener Schärfe abgegrenzt, keine directe Einwanderung findet von dem Dotter her in den Randkeim statt, und es lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit voraussagen, dass dieser Zustand niemals ein anderer war.

Jene keilförmig sich verjüngende Schaar von Zellen, welche nicht gegen die Mitte der Keimscheibe, sondern entgegengesetzt nach dem Aequator des Eies sich hinwendet, liefert bei Lacerta Ekto- und Entoblast für die Umwachsung des Dotters. Zunächst entsteht aus ihr die weisse Dotterzone (Fig. 2 und Fig. 14 A. v. alba). Jenseits derselben schliesst sich erst

die gelbe Dotterzone an. Nach meiner Bezeichnung die ich in Fig. 2, 14 und 16 gegeben, bleibt bei Lacerta der dem Randwulst des Hühnchens homologe Bezirk zwischen Embryonalfeld und Area vitellina alba liegen. Wenn aber dies richtig ist, dann schwindet in der kürzesten Zeit der Contact des Randwulstes mit den grossblasigen Dotterelementen, weil er ebenso wie die Keimhautmitte über dem See schwimmt, dessen Becken mit dem verflüssigten Dotter erfüllt ist. So findet man das Verhalten bei Embryonen mit vier und sechs Urwirbeln.

Die Gefässinseln von Lacerta treten also fern von dem gelben Dotter auf. Von dort her findet keine Einwanderung statt auf dem in Fig. 2 dargestellten Stadium. Aus der Reihe der mir vorliegenden Objecte und aus den Angaben der Literatur lässt sich Folgendes entnehmen:

1) Der Randwulst befindet sich bei Lacerta zwischen dem Embryonalfeld und der Area vitellina alba.

2) Dieses Gebilde lässt keine Zelleninvasion erkennen.

3) Die in ihm entstehenden Poreuten Fig. 17 und 18 *m* gehen aus den elementaren Zellen des Randwulstes hervor.

4) Diese Zellen des Randwulstes sind wie bei dem Vogel Vorläufer der embryonalen Wanderzellen. Sie entstehen aus Theilungsproducten.

5) Der hierfür unerlässliche Nahrungssaft wird von verdauenden Entoblastzellen geliefert.

Selachier.

Für die vorausgegangenen Betrachtungen ist es von grossem Werthe, dass die Anlage eines Akroblastes sich bei Selachiern in einer überraschend ähnlichen Weise abspielt. Die Umbeugung des Ektoblast in den Entoblast ist bei ihnen von Balfour (55, S. 527) mit solcher Bestimmtheit beschrieben worden, dass darüber gar kein Missverständniss möglich ist. Auch darüber nicht, dass an dieser Stelle eine Zellenmasse eingekeilt wird. Er leitet daraus den Mesoblast ab, während O. Hertwig, und wie mir scheint mit Recht, dessen Ursprung von der Mitte der Keimhaut her vermuthet. Ist dies der Fall, dann sind jene in dem Randwulst eingeschlossenen Zellen als Akroblasten zu bezeichnen. Sie häufen sich an, bevor irgend eine Spur der Rückenfurche zu bemerken ist, und sie bleiben und vermehren sich, wenn auch der Mesoblast schon vollkommen entwickelt ist. Man kann also nicht einwenden, sie würden zu seinem Aufbau verbraucht.

Die bereits vorliegenden Abbildungen sind so evident, dass ich sie von Balfour copirt habe, und durch eine Figur vervollständige, welche ich

einem Praeparate von His entnehme, das er so gütig war, mir zu diesem Zweck zu überlassen.

Fig. 19 stellt den Längsschnitt durch ein Blastoderm von Pristiurus mit deutlichem Randwulst aber ohne Markrinne (nach Balfour 55, Taf. XXI, Fig. 5) dar. Und zwar wurde nur die vordere Hälfte des Schnittes mit der rothen Farbe des Randkeimes wie oben tingirt, damit kein Zweifel aufkommen könne über die von jeder axialen Anlage entfernten Zellenschichte.[1] Gerade dort, wohin niemals die axiale Anlage des Embryo gelangt, ist die Anhäufung der Mesenchymzellen bedeutender als dort, wo sie kurze Zeit nachher beginnt. Derselbe Zustand des Randwulstes an derselben Stelle erhält sich noch später als eine beträchtliche Anhäufung von Zellen, und sie zeigen deutlich, dass das Wachsthum des Blastoderm nicht auf die axiale Anlage allein beschränkt ist, sondern an allen Punkten auch die Randschichten zwingt, über den Dotter hinzugleiten. Diesen Zellen des Randwulstes wendet Balfour besondere Aufmerksamkeit zu, und in späteren Stadium erscheint ihm der Randwulst noch beachtenswerther.

Querschnittbilder desselben werden hierfür herbeigezogen aus verschiedenen Bezirken, und es zeigt sich immer klarer, dass die Zunahme des Randkeimes nicht von der Betheiligung der axialen Anlage herrührt, sondern von einer Vermehrung der Elemente an Ort und Stelle. Balfour meint, von dem Entoblast aus, was ich nur insofern für richtig halte, als der letztere für nährende Substanzen sorgt, mit deren Zufluss sich die Zellen vermehren; aber gleichviel, der Randwulst stellt ein von der axialen Anlage unabhängiges Gebiet dar, das Gebiet des Akroblastes, der Quelle des Blutes und der Gefässe. Bei Selachiern kommt es sogar zu einer Trennung der Zellenmasse des Randwulstes von derjenigen des axialen Theiles (Fig. 21) ein Umstand, der durch Balfour (55, S. 534) hervorgehoben wird.

Diese Trennung von Akroblast und Mesoblast ist keine Zufälligkeit des Praeparates, sondern eine scharfe in der Organisation begründete Einrichtung. Denn sie dauert durch eine längere Entwickelungsperiode hindurch. His (31) hat dieselbe Erscheinung noch bei einem Haifischembryo angetroffen, in welchem schon die axialen Gebilde entwickelt waren wie Chorda, Medullarrinne und Mesoblast. Ich habe die betreffende Figur (s. meine Abbildung 22) copirt, zu deren Verständniss His den Zusatz gemacht hatte, dass „der Mesoblast in einiger Entfernung von der axialen Anlage aufgehört habe, dass dann die Keimhaut aus Ektoblast und Entoblast bestanden, und dann erst der Randwulst wieder einen Zellenhaufen

[1] His selbst deutet den Schnitt anders als ich, da derselbe beim Plagiostomenkeim einen Theil des Keimrandes als axiale Rumpfanlage und demnach die von mir roth gemalten Zellen als echten Mesoblast ansieht (*Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte*. Bd. II. S. 108: Ueber die Bildung von Haifischembryonen.)

enthalten habe". Ich habe denselben in meiner Fig. 22 mit klein „*m*" bezeichnet, und halte ihn für eine Masse elementarer Zellen, aus denen später die Poreuten und endlich die Blutzellen und Gefässe hervorgehen.

Die Untersuchung der Selachier über die Wanderung dieser Zellen und über ihr Schicksal dürfte weitere wichtige Aufschlüsse geben.

Schon der Versuch, den Mesenchymkeim der Wirbellosen auch in dem Bereich der Wirbelthiere nachzuweisen, schliesst die Voraussetzung in sich, dass die Keimblätter als histogenetische Primitivorgane aufzufassen seien. Mögen noch so viel erfahrene und weitblickende Männer in dem augenblicklich höchst verwirrten Zustand unserer Anschauungen ungläubig das Haupt schütteln, ja selbst früher vertretene Anschauungen zurücknehmen, ein ruhiger Blick in die Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen giebt, meiner Ansicht nach, die Festigkeit der so schwankend gewordenen Zuversicht wieder.

Die Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere wird, wie immer, wo unsere Grundanschauungen in die Brüche zu gehen drohen, sich als Retterin erweisen. Sie war es, welche die bis zum unentwirrbaren Knäuel verwickelten Erklärungsversuche dessen, was man eine Zelle zu nennen habe, endlich wieder klar und verständlich machte, sie wird auch zum Verständniss der Bedeutung der Keimblätter wieder die Wege zeigen.

Es wird ja wohl allgemein anerkannt, dass der Ektoblast alle jene Substanzen liefert, welche wir als Epidermisgebilde antreffen und als Nervensystem. So wenigstens bei den höher differenzirten Formen.

Was den Entoblast betrifft, so bleibt jede Schwierigkeit ausgeschlossen. Er liefert die verdauenden Zellen im weitesten Sinn.

Sobald der Mesoblast sei es vom Ekto-, sei es vom Entoblast her auf der Stufenreihe der Organisation, also mit der vermehrten Arbeitstheilung sich abspaltet, liefert er die Skeletmusculatur und die Urwirbel. Das wissen wir bereits durch so viele Zeugnisse, dass ich es für verfehlt halten würde, diesen sicheren Besitz fahren zu lassen, wenn auch bezüglich vieler anderer Dinge noch Zweifel herrschen. Mit der Annahme eines Keimes für die Stützsubstanz der Wirbelthiere tritt die Verpflichtung an die Beobachter heran, die Veränderungen desselben aufzudecken. Auch hier werden durch die Untersuchung der Wirbellosen die Wege gezeigt.

Ob alle Gewebe, welche O. und R. Hertwig aus diesen Keimen hervorgehen lassen, in der That sich so verhalten werden, muss erst die weitere Untersuchung lehren. Dass ihre Auffassung jedenfalls in der Hauptsache, in der Anlage eines gesonderten Keimes, das Richtige getroffen hat, das

ist schon aus der Zustimmung anderer Beobachter (Selenka 96 und Hatschek 101) zu entnehmen. Ueberdies stehen damit so viele Angaben in Uebereinstimmung, dass wohl in einzelnen Punkten eine Berichtigung zu erwarten steht, wohl keine in Bezug auf das Princip.

Nachdem wir über die Verhältnisse bei den Vertebraten erst im Anfang der Untersuchung stehen, ist es unmöglich zu sagen, welcher Process, der bei den Wirbellosen vorkommt, für die Wirbelthiere als Grundlage gedient hat. Am meisten nähern sich die Vorgänge denen bei Hydromedusen, Acalephen und Actinien. Bei diesen vollzieht sich die höhere Differenzirung von der zweiblätterigen Gastrula aus in folgender Weise: Zwischen den beiden Bildungsschichten des Körpers, dem Ekto- und Entoblast entwickelt sich eine bald festere bald weichere Stützsubstanz, die von den angrenzenden Epithelschichten ausgeschieden worden ist. In einigen Abtheilungen bleibt sie zellenfrei, in anderen dagegen wird sie mit zahlreichen Zellen versehen, welche entweder aus dem Ektoblast oder aus dem Entoblast in sie hineinwandern. Dadurch wird die ursprünglich von epithelialen Lagen ausgeschiedene Stützsubstanz zu einem besonderen, selbständig wachsenden und selbständig sich ernährenden Gewebe, für welches Hensen den Namen Secretgewebe neuestens: Basalgewebe vorschlägt, und das eben O. und R. Hertwig als Mesenchym bezeichnen.

Manche Anknüpfungspunkte an das entwickelte Stützgewebe der Vertebraten lassen sich finden, allein es lässt sich nicht sagen, ob nicht doch der histologische Differencirungsprocess, wie er bei den Ctenophoren abläuft, dem Vertebratentypus näher stehe. Die Anfangsstufen sind, das sei im Besonderen bemerkt, auch hier, wie bei den eben betrachteten Formen dieselben, d. h. zwischen Ekto- und Entoblast wird eine structurlose Gallerte ausgeschieden, und in dieselbe wandern schon frühzeitig Zellen des Ektoblast ein. Die amoeboiden Mesenchymzellen vermögen aber dort viel differentere Charaktere anzunehmen. Zum Theil behalten sie ihre ursprüngliche Function und bleiben Ernährungcentern der Gallerte, zum Theil bilden sie sich in Muskelfasern und Nervenelemente um, von welchen die Gallerte überall reichlich durchsetzt wird.

Während in beiden typischen Fällen sich erst die Gallerte bildet, und dann erst die Zellen einwandern, ist dies soviel wir sehen können bei den bis jetzt untersuchten Wirbelthieren in den frühesten Stadien nicht der Fall, man müsste denn die von mir so oft betonte Flüssigkeit zwischen den primären Keimblättern mit der Gallerte homologosiren wollen. Wäre freilich das gestattet, dann käme wenigstens der Process der Einwanderung der weiteren Umschau nach gleichwerthigen Vorgängen zu Hülfe. Denn es unterliegt keinem Zweifel, dass die von mir als Poreuten bezeichneten Zellen wandern. Dafür stehen alle Beobachter ein; überdies ist ja ihre

Wanderung eine Nothwendigkeit, denn nachdem aus ihnen das Blut hervorgeht, versteht sich diese Seite ihres Wesens von selbst. Eine Consequenz dieser Deutung ist aber die, darauf möchte ich sofort hinweisen, dass das Blut dadurch zu einer Stützsubstanz freilich zu der ersten und vornehmsten Form erklärt wird. Ich finde darin keinen Grund, dem weiteren Versuch der Homologie zu entsagen, denn es lässt sich, abgesehen von der ersten Entstehung, auch noch der wichtige Umstand anführen, dass es als Zwischensubstanz im weitesten Sinne des Wortes betrachtet werden darf.

Unlösbar ist aber zur Zeit die Frage, ob die Akroblastzellen von dem Entoblast abstammen. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, allein der Process ist jedenfalls im Vergleich mit demjenigen bei den Wirbellosen verändert, denn die Akroblasten der Wirbelthiere entstehen gleichzeitig, gehen direct aus Elementen der Furchung hervor. Das scheint mir jedoch kein wesentliches Hinderniss die Parallele durchzuführen, um so weniger, als der eine Umstand ja dennoch hier wie dort zutrifft, dass das Mesenchymgewebe unabhängig von einer axialen Anlage entsteht. Giebt es doch abnorme Fälle von dem Wachsthum des Randwulstes, von Auftreten von Blutinseln und zusammenhängenden Gefässen bei Vertebraten — ohne Entwickelung einer axialen Anlage.

Ein wichtiger und letzter Grund der Uebereinstimmung ist aber noch folgender: Die Stützsubstanz durchläuft weder bei den Wirbelthieren, noch bei den Wirbellosen im Laufe ihrer Entwickelung das Stadium der Keimblattzellen. Es sind vielmehr Elementarzellen, welche auf keiner Stufe ihrer Anlage dem Zwange unterworfen sind, sich im Lager aufzureihen. Sehr frühe schon wandern sie von ihrer Bildungsstätte aus. Die Poreuten der Wirbelthiere wären selbst noch histologisch und histogenetisch vergleichbar mit den Muskelzellen der Wirbellosen. Wenn O. und R. Hertwig von den Mesenchymkeimen der Wirbellosen zeigen, dass sie Muskelzellen, überhaupt contraktile Elemente liefern, dann könnte man mit gutem Grunde auf die weissen Blutkörperchen der Wirbelthiere hinweisen. Diese, ebenso die Bindegewebskörperchen besitzen ja contraktile Eigenschaften, und es wäre sehr wohl möglich, dass auch noch die contraktilen Elemente des Amnion von den Nachkommen der Akroblasten herrühren.

Auch die Capillaren sind contraktil, und es sind offenbar die Endothelzellen, welche die feinsten Röhren herstellen, denen diese Eigenschaft in hohem Grade zukommt.

Wie gross auch die Theilung der physiologischen Arbeit geworden, etwas haben sie noch gemein: die Bewegung. —

Mit der Annahme eines Stützsubstanzkeimes für die Wirbelthiere ist die einheitliche Auffassung des Mesoderm zerstört. Schon damals, als man

durch die Angaben von His vor nunmehr bald 18 Jahren vor der Auflösung des Begriffes des mittleren Keimblattes stand, da wurde mit den schärfsten Waffen dagegen zu Felde gezogen. Trotz all' dieser zahlreichen und mit dem äussersten Aufwand gewissenhafter Prüfung aufgestellten Einwände ist diese Auflösung nun doch erfolgt. Es ist eine lehrreiche Lectüre, nachdem die Arbeiten von O. u. R. Hertwig vorliegen, die Anstrengungen zu verfolgen, welche z. B. Goette gemacht hat, um die Einheit zu retten. Sie ging dennoch verloren und wird, das darf man wohl sagen, kaum wieder in ihrer alten Form auferstehen.

Ich habe schon daran erinnert, dass diese Auflösung in demselben Augenblick angebahnt war, als der Begriff des Gefässblattes in die Entwickelungsgeschichte eingeführt wurde. Das, was man gemeinhin Mesoderm nannte, ist eben kein einheitliches embryonales Organ, weder seiner Anlage, noch seiner nächsten weiteren Ausbildung nach. Der Gegensatz zwischen dem Embryo ohne Blut, und dem Blut ohne Embryo, wie dies die Entwickelung der Embryonen aller Wirbelthierklassen zeigt, ist zu gross, als dass die Beobachtung denselben übersehen könnte, und für die ganze Biologie zu einschneidend, als dass er nicht ebenso bestimmt zum Ausdruck gebracht werden müsste.

Nun ist es zwar klar, dass, soweit die Untersuchungen reichen, sich nur über den Ursprung des Blutes und der Gefässe zuverlässiger Bericht erstatten lässt. Alles was darüber hinaus noch vermuthet und wahrscheinlich gemacht werden kann, wird lediglich auf Umwegen, allerdings mit manch' guten Gründen zu stützen sein.

Nicht allein die Histologie der Wirbellosen und Wirbelthiere, sondern auch Physiologie, pathologische Anatomie und andere Disciplinen müssen hülfreich die Hand bieten um z. B. etwas über die Herkunft der verschiedenen Formen der Bindesubstanzen, Knorpel- und Knochenzellen beizubringen. Von den bereits vorliegenden Ergebnissen unterstützt, dürfen wir wohl folgende Schlüsse machen: Die Akroblasten bilden nicht allein rothe Blutkörperchen, sondern auch die innerste Schicht der Gefässwände, die Endothelien. Einige von ihnen werden sich ferner in weisse Blutkörperchen umändern, deren mannigfache Rolle bei der Entstehung der Bindesubstanz in Betracht kommt. So erzeugen Abkömmlinge der Randkeimzellen offenbar auch Stützsubstanz im engeren Sinne und daraus folgt, dass die Poreuten aus guten Gründen als die Urzellen jener wechselvollen Reihe von Geweben zu betrachten sind, die wir unter dem gemeinsamen Ausdruck der Bindesubstanzen zusammenfassen.[1]

---

[1] Es ist nun zur Zeit absolut unmöglich zu sagen, ob alle und jede Bindesubstanz aus diesem Randkeim kervorgeht. Ich denke hier an den Knorpel. Es wäre möglich,

Allein ich dächte doch, wir sind daran, auch in dieser Hinsicht schon auf manche werthvolle Thatsache hinweisen zu können. Was die Entstehung des Blutes betrifft, so ist seine periphere Anlage zweifellos, das Blut entsteht ohne Embryo. Wäre die Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen nicht im Stande gewesen, uns die Entstehung der Stützsubstanz aus Mesenchymkeimen zu zeigen: das von jeder Mesoblastanlage getrennte Auftreten des Blutes hätte die Embryologie der Wirbelthiere dazu veranlassen müssen, den alten Mesodermbegriff zu zerstören, und an dessen Stelle zwei neue, diejenigen von Mesoblast und Akroblast zu setzen.

Ist aber Blut akroblastischen Ursprunges (und nicht mesoblastischen) dann sind es jene Gewebe, die wir zu der Stützsubstanz rechnen, nicht minder. Ob alle ohne Ausnahme, hat erst eine genauere Untersuchung zu zeigen. Begnügte man sich zur Zeit mit dieser Erkenntniss, und suchte weiter, im engsten Anschluss an die Wirbellosen, die einzelnen Fragen weiter zu verfolgen, so liesse sich trotz zahlreicher Unterschiede dennoch manche werthvolle Uebereinstimmung bezüglich der Abstammung der Gewebe verzeichnen.

Die verticale Gliederung der Keimblätter hat also dennoch einen tieferen Sinn. Sie ist nicht blos eine in mehreren Lagen gebrachte indifferente Gruppirung, nicht blos topographisch geordneter Zellenbezirke, sondern das Product der im Keim sich ausprägenden Arbeitstheilung. Sie beginnt mit der Furchung und erreicht ihr Ende erst mit der Anlage der Hauptorgane für die Dauer der Species, mit derjenigen der Keimdrüsen. Durch das ganze Leben hindurch erhält sich übrigens etwas von der physiologischen und mechanischen Universalität der ersten Furchungskugeln, welche in ihrem lebendigen Eiweiss noch die ganze Vielseitigkeit des Protozoën-Wesens an sich tragen. In sehr hohem Grade bleibt z. B. dieselbe Vielseitigkeit erhalten bei Würmern, Mollusken und hinauf bis zu den Amphibien und Reptilien. Die Regenerationsfähigkeit zeigt evident, dass jede Zelle noch eine Erinnerung ihrer Abstammung aus dem Ei erhalten hat, die an

dass sich unser Akroblast in zwei Gruppen spaltete — in eine Gruppe des Randwulstes, aus der Blut, Gefässe, Gallertgewebe und Knochen hervorgehen, die Poreutengruppe *a*, und in eine zweite, aus welcher der Knorpel hervorginge, die Poreutengruppe *b*.

Es ist sehr wohl denkbar, dass der Knorpel, die phyletisch so alte Bindesubstanz, aus besonderen Elementarkeimen entsteht, welche auf der Wanderung gegen das Centrum der Keimscheibe schon sehr früh in die verschiedenen Gebiete der axialen Körperanlage gelangen und das knorpelige Skelet anlegen. Diese Keime würden später bis auf minimale Reste verdrängt durch spätere Abkömmlinge der Poreuten, welche als Bindegewebszellen, von dem Periost aus den Primordialknorpel bei der Weiterentwickelung beseitigten. Eine Menge von Schwierigkeiten würde sich, wie mir scheint, bei einer solchen Voraussetzung lösen.

eine bestimmte Materie gebunden, unter Umständen wieder lebendig wird, während sie sonst mit der Zelle vernichtet wird. Und diese Erinnerung ist nicht abgeschwächt trotz einer fast unendlichen Reihe von Zellengenerationen, welche z. B. zwischen dem Ei und dem Schwanz einer Eidechse oder der Pfote eines Salamanders liegen.

Es kommt aber noch etwas anderes in Betracht, das bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt bleiben darf. Wenn es richtig ist, dass bei allen Coelenteraten zunächst ein zellenloses Mesenchym entsteht, in das dann erst die Mesenchymzellen einwandern und wenn derselbe Vorgang auch noch bei Wirbelthieren und zwar in vorgerückten Entwickelungsstufen vorkommt, dann bedarf die jetzt herrschende Bindegewebstheorie einer bedeutenden Modification.

In dem letzten Abschnitt möchte ich auf diesen Punkt noch zurückkommen.

Die Resultate, zu denen die Untersuchung des Randwulstes geführt hat, sind im Wesentlichen zusammengefasst, folgende:

1) Nach der Bildung des Gastrula-Urmundes bleibt zwischen Ekto- und Entoblast ein Zellenlager, das keinem dieser beiden Keimblätter angehört, es ist der Keim für die Stützsubstanz der Wirbelthiere.

2) Aus diesem Keim geht eine neue Zellenbrut hervor: Poreuten, sie geben Blut und Gefässen den Ursprung.

3) An der Berührungsfläche von Randwulst und Dotterwall findet zu keiner Zeit der ersten Entwickelungsstadien eine Einwanderung weisser Dotterelemente statt. Was man als eine solche bezeichnet hat, ist vielmehr auf einen Verdauungsprocess innerhalb des eben entstandenen Entoblasten zurückzuführen.

Der Entoblast des Randwulstes ist also sofort nach seinem Auftauchen eine verdauende incorporirende Zellenreihe.

4) Wenn Blut ein Abkömmling des Randkeimes ist, also nicht axial entsteht, dann ist es als die erste Stützsubstanz mit flüssiger Intercellularmasse aufzufassen.

5) Die mesodermalen Gewebe sind doppelten Ursprunges, sie entwickeln sich einerseits aus dem Mesoblast, andererseits aus dem Akroblast.

6) Die von mehreren Beobachtern gefundenen Beispiele einer verlangsamten Furchung bei meroblastischen Eiern (Balfour, Ray-Lankester, Gasser) kommt in einem extremen Grade bei Coluber aesculapii vor (Kupffer), ist aber kein Beweis für eine Einwanderung von ungefurchten Dotterelementen.



V. Der Mesenchymkeim und die herrschende Bindegewebstheorie.

Die Entstehung der Mesenchymkeime bei den Wirbellosen zeigt, dass die Masse der Stützsubstanz aus zwei verschiedenen Elementen hervorgeht:

1) aus der eigentlichen Grundsubstanz,

2) aus den Zellen.

Ist dies richtig, dann ist die herrschende Bindegewebstheorie unhaltbar geworden. Ich will gar keinen Nachdruck darauf legen, dass die Grundsubstanz früher vorhanden ist als die zu ihr gehörenden Zellen. Denn es kommt auch der umgekehrte Fall vor. Das wesentliche Verhalten liegt in dem unabhängigen Auftreten beider. Es hat dasselbe wohl zuerst die Aufmerksamkeit Hensen's erregt und ist seitdem von verschiedenen Seiten wieder beobachtet worden.

Hensen (83, S. 54) beschrieb zuerst bei Seesternlarven ein Gewebe gallertartiger Beschaffenheit, das durch Secretion von Zellen erzeugt wird. Gleiches Gewebe, das bei den Echinodermen und den Hydromedusen durch das ganze Leben erhalten bleibt, sieht er als etwas Vorübergehendes im Froschlarvenschwanz. „Es geht stets die Bildung der Gallerte den Zellen voran, und er nimmt daher an, dass diese Substanz anfänglich von den Epidermiszellen ausgeschieden werde, und dass dann die Zellen der Schwanzaxe in sie hineinwachsen, bez. einwandern. Neuerdings hält Hensen den Namen Basalmasse hierfür geeigneter (s. Noorden 90). Die Herleitung dieses Gewebes durch eine Ausscheidung ist das Wichtigste, worauf es hier vor Allem ankommt. Es ist als Grundmasse vorhanden, und in diese wandern schliesslich die Bindesubstanzzellen ein. Bei dem Wirbelthier wie bei dem Wirbellosen lässt sich diese Einwanderung der Bindesubstanzzellen Schritt für Schritt verfolgen, gerade wie bei Asteracanthion violaceus, an dem dieser Autor, gleich O. und R. Hertwig, die Entstehung und Wanderung von Mesenchymzellen schon verfolgte. Im Hinblick auf den ganzen entwickelungsgeschichtlichen Zusammenhang dieses Gewebes liegt die zutreffende Deutung in der Bezeichnung als Stützgewebe.

Diese Thatsachen sind jedoch unvereinbar mit der Theorie von M. Schultze über die Entstehung der Zwischensubstanz. So wie hier Zwischensubstanz entsteht, entsteht sie doch nicht aus veränderten Zellenleibern. Man erwäge doch die Darstellung über das erste Auftreten der Mesenchymzellen in einer bereits mit einer homogenen Substanz erfüllten Blastula, so wird offenbar, dass die Zwischensubstanz in vielen Fällen schon vor den Mesenchymzellen vorhanden sein kann, ja noch mehr, dass sich die Veränderungen und die Arbeitstheilung der Zellen vollzieht, ohne dass

die Zwischensubstanz auch nur die leiseste Differenzirung erkennen lässt. Diese beiden Substanzen sind also während ihrer Entwickelung bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander. Jede wächst und ändert sich auf eigene Kosten, die Zellen ihren physiologischen und morphologischen Charakter und die Intercellularsubstanz nicht minder. Das erstere ist an und für sich klar: das Wachsthum der Ausläufer, ihre Vermehrung, ihre Anastamosen, Pigmentirung u. s. w. Unter den Veränderungen der Intercellularsubstanz verstehe ich das Auftreten der Fibrillen, seien sie elastin- oder glutinhaltig, die Zunahme des Cohäsionsgrades, wie sie in der structurlosen Membran oder der hyalinen Substanz des Knorpels auftritt. Von R. Virchow stammt die Vorstellung, dass die Intercellularsubstanz im Bereich der Bindesubstanzen ein Absonderungsproduct der Zellen sei.

Unsere vollständige Unkenntniss über die Art des Vorganges ist zweifellos der Grund, dass diese Thesis noch nicht genügend gefestigt, hingestellt werden konnte. Mit dem Auffinden der ebenerwähnten allerersten Entwickelungsstadien sind wir aber einen beträchtlichen Schritt in dieser Angelegenheit vorgerückt. Will man noch immer den Vorgängen bei den Wirbellosen misstrauen, die doch gerade M. Schultze die Waffe geliefert haben, den Bann der alten Zelltheorie zu zerstören, welche das Protoplasma in die engen Grenzen der „Membran“ einengte, so ist doch meiner Meinung nach der Vertebrat (der Salamander z. B.) schon hoch genug, um dem Erscheinen der „Intercellularsubstanz ohne Zellen“ einen erheblichen Werth beizulegen. Leider sehen wir nur das Factum, und sind über den Modus der Absonderung selbst noch im Unklaren. Aber das Factum ist immerhin schon etwas werth, eben deshalb, weil es soviel zeigt, dass die Zellensubstanz nicht direct ihren eigenen Leib opfert, sondern ihre volle Integrität bewahrend, die Intercellularsubstanz ausscheidet.

Die Histologie und die pathologische Anatomie bieten eine Menge Beweise ähnlicher Art, und deshalb halten noch manche Beobachter daran fest, dass im Bereich der Bindesubstanzgruppe dies eine allgemeine Erscheinung sei. Es lässt sich namentlich des weiteren zeigen, dass nicht wie M. Schultze glaubte, und wie viele mit ihm annehmen, die Fasern des Bindegewebes aus einer Verschmelzung embryonaler Zellen entstehen, indem ihr Protoplasma bis auf geringe Reste aufgebraucht würde.

Diese Bindegewebstheorie wird mit unwesentlichen Modificationen von Brücke, Boll, Waldeyer angenommen. L. Beale hat sich in demselben Sinne ausgesprochen, und diese Ansicht ist im Augenblick die herrschende.[1] Allein Virchow, Donders, Gerlach, Kölliker u. A. glauben durchaus

[1] Heitzmann nimmt den allerextremsten Standpunkt ein. Er treibt die Consequenz in seinem neuesten Werk auf die Spitze.

nicht an die Bildung von Fasern durch die vorhandenen spindelförmigen Zellen. Sie halten noch immer an der Ueberzeugung fest, dass Zellen ausdauern, und durch ihre Fortsätze die Wege repräsensiren, durch welche leicht das ernährende Fludium die verschiedensten Gewebe, vom Gallertgewebe bis zum steinharten Dentin durchtränken kann.

Unterdessen haben sich doch auch aus der jüngsten Zeit gegentheilige Stimmen vernehmen lassen. So habe ich mich wiederholt im Sinne der Secretionstheorie ausgesprochen (84, 85, 86), und dasselbe hat **Ranvier** (100) gethan. Wir Beide haben ganz unabhängig von einander gezeigt, dass sich zwischen den verschiedenen zelligen Elementen eine amorphe Substanz ausbreitet, welche dem Gewebe ein gelatinöses oder schleimiges Ansehen giebt. In dieser Intercellularsubstanz treten die ersten Fasern des Bindegewebes auf (Fig. 24*f*). Bei ihrem Ursprung sind sie ausserordentlich dünn.

Auch die elastischen Fasern entstehen nicht aus Protoplasmafortsätzen der Zellen, so wenig wie die Bindegewebsbündel. Sie erscheinen innerhalb der Intercellularsubstanz (Fig. 15*f*). Gerade der letztere Umstand war für mich die Veranlassung geworden, noch einen Schritt weiter zu gehen, und die elastischen Membranen der Wirbelthiere und Wirbellosen auf eine Verdichtung dieses gelatinösen oder Schleimgewebes zurückzuführen. Alle Angaben über die gegentheilige Art der Entstehung lassen sich auf ein und dasselbe Object, auf den Nabelstrang zurückführen. Alle die ihn untersucht, haben sich mit viel zu späten Stadien beschäftigt. Bei Embryonen von nur 4 cm Länge sieht man mitten in einer beinahe flüssigen Substanz körnige, spindelförmige Protoplasmazellen, bisweilen mit Ausläufern (Fig. 24). Neben diesen Zellen tauchen bei guten Linsen und wohl regulirter Beleuchtung zarte Bindegewebsfasern auf, welche das Praeparat durchziehen, und es ist zweifellos, dass eine vollständige Unabhängigkeit beider von einander existirt. In demselben Organ häufen sich aber später die fibrillären Züge und dann ist es unmöglich noch zu erkennen, wie der ursprüngliche Vorgang sich gestaltet hat; dann liegen die Zellen so dicht umgeben von den feinen Linien, dass die Deutung auf jene bekannte Bindegewebstheorie gerathen wird.

In Frankreich hat die Auffassung **Ranvier's**, so viel ich weiss, keine Gegner, was freilich nicht viel in dem jetzigen Augenblick sagen will; anders in Deutschland. Hier sind mehrere Umstände eingetreten, welche den neuen Gründen die Anerkennung erschweren. Die Untersuchung von Objecten, welche durchaus keine Klarheit bringen können, und wenn ich richtig urtheile, die Anwendung der Verdauung als technisches Hilfsmittel. Soeben wurde darauf hingewiesen, dass man die Nabelschnur in viel zu alten Stadien untersuchte, und durch ihre unlösbaren Bilder irre geführt wurde. Mit der Untersuchung des Knorpels ist ein anderes Missgeschick

verbunden, die Häufung der Elemente, wodurch die Deutung unsicher wird. Ich will nur ein paar Beispiele anführen. Strasser (97) hat sich in einer sehr beachtenswerthen morphogenetischen Studie: Die Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen, auch über den Ursprung der Intercellularsubstanz ausgesprochen. Die angewendeten Vorsichtsmaassregeln für die Herstellung der Praeparate sind mit der äussersten Sorgfalt getroffen, die Technik ist tadellos, die Fragestellung ist völlig correct, und die Deutung von der grössten Vorsicht geleitet. Allein wenn er schliesslich (97, S. 10) meint, es lasse sich kaum eine andere Deutung geben, als die einer recht directen Umwandlung der peripheren Protoplasmaschichten in die dichte „Kittsubstanz", so finde ich dies angesichts des Objectes, das ich ebenfalls genau kenne, vollkommen begreiflich, aber dennoch nicht richtig. Wenn dann Hasse (80) unter dem Einfluss der herrschenden Bindegewebstheorie die Ansicht vertritt, jene Untersuchungen bezeichneten einen bedeutsamen Wendepunkt in der Lehre von dem Bau und der Entwickelung des Knorpels, wenn er ferner die mit seinen Beobachtungen übereinstimmenden Anschauungen auf alle Wirbelthierclassen überträgt, so thut er zwar dasselbe, was wir Alle täglich thun, die eine Gemeinsamkeit bestimmter histogenetischer Vorgänge annehmen und sie demgemäss überall erwarten, allein die Voraussetzung, die Bindegewebstheorie an sich, ist irrig und also auch die Folgerung. Doch hören wir ihn selbst: „Das Knorpelgewebe der Elasmobranchier entwickelt sich aus einem Zellblastem in folgender Weise: Die rundlichen Zellen werden eingebettet in eine leicht imbibirbare homogene Substanz. Dieses prochondrale Gewebe stellt ein Maschen- oder Alveolenwerk dar, in welchem die Zellen anfänglich einzeln liegen. Die Zellen sind membranlos. Darauf verändern sie ihre Form, werden spindel- und sternförmig. Gleichzeitig mit dieser Formveränderung bildet sich durch eine Umwandlung der prochondralen Grundsubstanz rings um die Zellen ein Hof von hyaliner Knorpel-Grundsubstanz. Das gilt von dem sog. Spindelzellenknorpel. Die Bildung des hyalinen Knorpels geschieht in wesentlich derselben Weise." Daraus und aus einem dritten Modus der Entwickelung (bei Centrina) schliesst Hasse (80, S. 352), dass die prochondrale Grundsubstanz aus einer Umwandlung von Zellprotoplasma entstehe, dass aber bei der Bildung des fertigen Gewebes die Zellen eine passive Rolle spielen, weil sie sich wie die niedersten Organismen mit einer Zellkapsel umgeben können. Nach dieser Auffassung entstünde die Zwischensubstanz also anfangs aus dem Zellprotoplasma, später aber ohne dasselbe.

Ich kann dieser Deutung durchaus nicht beistimmen. Aus denselben Befunden würde ein Gegner der herrschenden Theorie bezüglich des pro-

chondralen Knorpels zu der entgegengesetzten Deutung geführt werden können. Man lese doch Hasse's eigene Worte, die ich gesperrt drucken liess. Aber ganz abgesehen davon ist das Object durchaus ungünstig, gerade der Moment des ersten Auftretens ist für irgend eine principielle Art dieser Entscheidung unbrauchbar. Ueberdies stehen dieser Auffassung noch andere Schwierigkeiten im Wege, die nicht unerheblich sind. Es würde nicht allein der Knorpel anders entstehen als das Bindegewebe, die physiologische Rolle der Zelle wäre hier eine andere als dort, sondern Alles was als mechanische, chemische, morphologische und physiologische Einheit unter dem Namen der Bindesubstanz uns bisher bekannt geworden, würde auseinander gerissen. Ja noch mehr, die Zelle selbst führte in kurzen aufeinander folgenden Stadien einen ganz verschiedenen Lebenswandel. Anfänglich baute sie mit ihrem Zellenleib die Grundsubstanz (prochondral), später träte das Umgekehrte ein, die hyaline Grundsubstanz wüchse auf eigene Kosten, unabhängig von dem Zellprotoplasma.[1]

Ray Lankester sucht die Schwierigkeiten der neu gefundenen Thatsachen mit der herrschenden Bindegewebstheorie in verwandter Weise zu lösen, aber ich kann nicht sagen, dass die Lösung befriedigte. Sie macht vielmehr den Eindruck eines Compromisses.

Es ist gewiss eine ansprechende Theorie, wenn Ray Lankester (94) versucht, die Gegensätze der Anschauungen dadurch zu beseitigen, dass er entoplastisches und ektoplastisches Gewebe unterscheidet (innerhalb der Gruppe der Bindesubstanzen). Die Urzellen aller in diese Gruppe gestellten Gewebe sind entweder „entoplastisch“ oder „ektoplastisch“ oder beides zugleich, d. h. die Metamorphose des Protoplasma erfolgt entweder auf der Oberfläche des Zellenleibes, oder innerhalb desselben, oder in ein und derselben Zelle können beide Arten der Metamorphose stattfinden. Als Beispiele für entoplastische Gewebe werden die Fettzellen aufgeführt, für die ektoplastischen Umänderungen das lockere Bindegewebe, der hyaline Knorpel, gleichgültig ob man Rippenknorpel vom Menschen in's Auge fasst oder die Knorpel der Cephalopoden, fibröses Gewebe, Sehnengewebe, Cornea u. s. w. So sehr ich mich dieser letzteren Zusammenstellung freue, muss ich es doch inconsequent nennen, wenn das grossblasige Bindegewebe der Mollusken und anderer Wirbelloser als entoplastisch bezeichnet wird, denn weder die weiten vergleichenden Gesichtspunkte, welche Ray Lankester betont, noch die histologische Prüfung dieser Gewebe gestattet eine solche Deutung. Seine Art der Unterscheidung würde das Stützgewebe der Wirbelthiere und der Wirbellosen in die verschiedensten Theile auseinander reissen.

Berücksichtigt man lediglich den Knorpel, dann ist ja eine solche

[1] Hasse hat die Angaben Ranvier's über den Bau des Knorpels nicht berücksichtigt.

Entscheidung begreiflich, aber man wird zugeben, dass für die Annahme eines solchen variablen Verlaufes der Processe innerhalb der Bindesubstanzgruppe die vorliegenden Beweise noch durchaus unzulänglich sind.

Mit der Annahme von Mesenchymkeimen, und mit den eben angeführten Beispielen von dem Auftreten des Gallertgewebes bei Wirbellosen und Wirbelthieren (Seesterne, Salamandrinen und Nabelstrang) wobei Grundsubstanz und Zellen offenbar zeigen, dass das Protoplasma sich nicht in Fibrillen umwandelt, dass vielmehr beide unabhängig von einander auftreten (s. Figg. 15 und 24), mit diesen Thatsachen ist eine Deutung, wie die der erwähnten Autoren, wie mir scheint schlechterdings unvereinbar. Ich finde durch die ganze Reihe des Thierreiches, soweit mich persönliche Erfahrungen stützen, keine Beweise für die Entstehung der Fibrillen aus Zellen. Weder das Gallertgewebe der Wirbelthiere noch das der Wirbellosen bietet zwingende Gründe für eine solche Auffassung. Ich könnte selbst aus den Arbeiten M. Schultze's Angaben beibringen, welche hierfür maassgebend sind, doch habe ich nicht die Absicht, hier die Bindegewebsfrage in ihrer ganzen Breite zu behandeln.

Wenn mich nicht alle Zeichen trügen, ist jedoch der Zeitpunkt nicht mehr allzuferne, der die Anerkennung einer selbständigen Umwandlung der Intercellularsubstanz bringt. Brock hat in seiner fleissigen Arbeit, die er mit ganz vortrefflichen Abbildungen versehen hat, aus den Bindesubstanzen der Mollusken wenigstens zwei Zellenformen beschrieben, welche nicht fibrillenbildend sind. Und mich dünkt, die dritte Art, die er fibrilläre Zellen nennt, lässt auch noch eine andere Deutung zu bezüglich des Ueberganges ihres Protoplasmaleibes in Fibrillenbündel. Hier kehrt dieselbe Frage wieder wie bei den Ausführungen Ray Lankester's und Hasse's.

Formt die Natur die Bindesubstanzfibrillen und die Grundsubstanz überall auf eine und dieselbe Art, oder hat sie zwei Principien der Herstellung? Ich halte an der ersteren Auffassung fest, bin also überzeugt, dass überall nur ein und dasselbe Princip wirksam ist, trotz mannigfacher Erscheinungsformen der Stützsubstanz. Deshalb spreche ich der Intercellularsubstanz folgende Fähigkeiten zu:

1) als Gallertgewebe zu persistiren,

2) Fasern und Fibrillen zu bilden,

3) sich zu elastischen Elementen, wie: structurlosen Häuten, umspinnenden Membranen und zu elastischen Fasern zu verdichten (Leydig, Semper u. A.) und das letztere sogar innerhalb sehr weiter Grenzen. Die Membranae propriae und das Sarkolemma der Muskeln,[1] das sich in die

[1] Was das Sarkolemma betrifft, ist jüngst W. Wolff in seiner Dissertation (99) wieder dafür eingetreten, dass die quergestreifte Muskelfaser aus zwei verschiedenen



Sehne fortsetzt, sind verschiedene Formen derselben Bindesubstanz bei Wirbelthieren und Wirbellosen.

Einer meiner Gegner in der Bindegewebsfrage wirft mir etwas pathethisch erregt vor, ich hätte es unterlassen, meiner Lehre von dem Gallertgewebe eine Definition des Hauptbegriffes vorauszuschicken. Als ob sich heute Jemand veranlasst fühlte, eine Definition vom Knochengewebe zu geben, wenn er über den Bau dieser Bindesubstanz sich verbreitet. Die Berufung auf Flemming ist aber hinfällig, denn er spricht so nebenbei einmal die Ansicht aus, dass der Name Gallertgewebe als Zeichen für irgend etwas typisch Bestimmtes ziemlich in Misskredit gekommen sei. Das ist eine jener hingeworfenen Bemerkungen, die man nicht gleich als einen Lehrsatz in die Welt rufen darf, und vielleicht wird auch nicht gewünscht, dass dies geschehe. Es gab ferner nahe liegende Erwägungen, welche gerade den mit der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen etwas vertrauten Polemiker veranlassen mussten, die längst gefestigten Grundanschauungen in den Lehrbüchern nicht so über Bausch und Bogen als irrthümlich zu verwerfen um — der einen „Meinung" willen. Gegenbaur (4) führt z. B., um auf ein Handbuch zunächst zu verweisen, unter den Bindesubstanzen ein Gallertgewebe auf. „Es zeichnet sich aus durch die weiche, gallertige Beschaffenheit der Intercellularsubstanz, die meist glasartig durchscheinend sich darstellt. In der letzteren liegen bald rundliche von einander völlig getrennte, bald spindelförmige oder verästelte Zellen u. s. w." Das ist doch dasselbe, was wir allerwärts eine Definition nennen, es ist eben eine Beschreibung. Und so wird es bleiben, bis wir tiefer in das Wesen dieser Dinge eingedrungen sind. Dann scheint Posner (92) die wichtige Ausführung über das Gallertgewebe völlig entgangen zu sein, welche von einem Kenner mikroskopischer Verhältnisse allerersten Ranges stammt, der auf beiden Hemisphären unserer Forschungsdomäne sich gründlichst umgesehen hat, im Wirbelthierreich und in demjenigen der Wirbellosen. Leydig führt in seinem Handbuch (12), also nicht vielleicht in einer sehr schwer zugänglichen Abhandlung kurz und bündig aus, was für Bewandtniss es mit dem „Gallertgewebe" habe.

So könnte man noch manche Seite füllen, von Kölliker und Semper

---

Geweben besteht, von denen das eine, das Sarkolemma, continuirlich in die Sehne übergeht, während das andere, die Fibrillen, im Schlauche des Sarkolemma abgeschlossen liegt. Ganz dieselbe Ueberzeugung hat bezüglich des Sarkolemma unabhängig von diesem Beobachter A. Froriep (79) ausgesprochen und mit sehr genauen Versuchen, welche mittels der Verdauungsmethode angestellt worden waren, nach meiner Ansicht fest gestützt, so dass für die übereinstimmenden Angaben hierüber von Reichert, Leydig, Margo, Deiters, Waldeyer, His, Eckhard u. A. auch neuere Beweise nicht fehlen.

bis Joh. Müller. Allein das würde ja gar nichts nützen. Was das Gallertgewebe u. s. w., d. h. seine Unterscheidung als einer bestimmten Form der Bindesubstanz in Frage stellt, ist noch etwas anderes als die herrschende Bindegewebstheorie M. Schultze's, nämlich die Anwendung der Verdauung als histologische Untersuchungsmethode durch Kühne (87 und 78), und die aus den gemachten Erfahrungen gezogenen Folgerungen.

Pepsin verdaut bekanntlich sehr viel. Es ist schon in dem Ludwig'schen Laboratorium nachgewiesen worden, dass weichere und derbere Eiweissmassen, festes und lockeres Bindegewebe und elastische Substanz zerstört werden, aber — es kommen zeitliche Unterschiede in Betracht. Am Ende einer wirksamen Maceration bleibt nur das Nucleïn der Kerne, dessen Isolirung durch die Verdauung wir Miescher verdanken. Kräftigen Pepsinsäuren unterliegen nach den Erfahrungen von Moroschowetz selbst die Horngewebe.

Trypsin hat den Vortheil neben Keratin und Nucleïn auch noch das Collagen zu conserviren. Bei 5 Theil Säure erhalten sich die Bindegewebsfibrillen, das reticuläre Collagen der Lymphdrüsen vortrefflich; allein die Hoffnung, damit die methodische Gewebsanalyse bis in feine Abstufungen hinein zu verfolgen, hat sich nicht bewährt. Die Aufschlüsse über die Anordnung chemischer Stoffe in den Organismen sind, so werthvoll sie z. B. für das Nervensystem geworden, doch über ein gewisses Maass nicht hinausgegangen. Pepsin verdaut schliesslich auch Elastin (Pfeuffer 19) und Trypsin lässt die als Collagen bezeichneten Organtheile nicht, wie man vorausgesetzt hatte, unberührt.

Diese Untersuchungsmethode des Bindegewebes hat also nicht alle Hoffnungen erfüllt, wie man anfänglich erwartete, aber sie hat dafür das Vertrauen in unsere auf Formverhältnisse gegründeten Vorstellungen schwer erschüttert, und man ist von mancher Seite geneigt, nur mehr mucinhaltige und collagene Bindesubstanz zu unterscheiden.

Unterdessen bleibt der Morphologie eben doch nichts anderes, als das Structur- und das Formverhältniss. Es sind wenige chemische Substanzen, und immer dieselben, welche den ungeheuren Wechsel der Formen aufbauen helfen, nur mit ein wenig anderen — moleculären Anordnungen. So mag die Chemie die Identitäten feststellen, welche für die Morphologie von der grössten Bedeutung sind, die letztere darf aber nicht vergessen, dass trotz der schönen Entdeckung von Keratin im Gehirn, die Neuroglia dennoch keine Hornmasse ist, und die Gallertmasse der Meduse sich anders unserem Auge darstellt als das Nackenband des Ochsen.

Es dürfte als noch verfrüht sein, den Ausdruck „Gallertgewebe" so ohne Weiteres verbannen zu wollen. Er ist zur Zeit nicht zu entbehren, und es ist nicht einzusehen, wie ein anderer Name die Schwierigkeiten besei-



tigen könnte. An seinen Klang würden sich nur dieselben Räthsel heften. So erlaube ich mir denn darauf hinzuweisen, dass Gallertgewebe nicht nur während des embryonalen Zustandes vorkommt, sondern auch im reifen Körper der Wirbelthiere (84—86).

Ich will statt vieler Belege nur an die Angaben eines Autors, an Leydig (88 und 89) erinnern. „In die Zusammensetzung der Lederhaut der Amphibien gehen zwei verschiedene Formen des Bindegewebes ein, nämlich ein weiches, lockeres, das die Grenzschichten nach aussen und innen bildet, und derbe anscheinend homogene Lagen", die, wie er sich ausdrückt, ihrer Entstehung nach auf abgesonderte Intercellular- oder Cuticularsubstanz zurückzuführen sind. Und in dem Fersenhöcker von Rana und Bufo folgt unterhalb der Lederhaut eine Art Bindegewebe, welche zwischen eigentlichem fibrillärem Bindegewebe und Knorpel steht, und an jene Form erinnert, welche er zuerst aus dem Gehörorgane verschiedener Wirbelthiere angezeigt hat, und sich dem gallertartigen Bindegewebe nähert.

Nun gerade bei den niederen Wirbelthieren finden sich hinwiederum, wie in der Nabelschnur der höheren die schärfsten histologischen Belege für die formative Thätigkeit der Intercellularsubstanz. Die Fibrillen entstehen in ihr, und haben mit den Umwandlungen der Zellsubstanz direct nichts zu thun.

Basel, im Januar 1884.

Verzeichniss der benutzten Literatur.

1. Handbücher und Monographien allgemeinen Inhalts.

1) F. M. Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embrologie*. Jena 1880.

2) v. Baer, *Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere*. Beobachtung und Reflexion. I. Theil. Königsberg 1828.

3) Gegenbaur, Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. Müller's *Archiv*, 1866.

4) Gegenbaur, *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. 2. Aufl. Leipzig 1878.

5) Hensen, Physiologie der Zeugung in Hermann's *Handbuch der Physiologie*. Leipzig 1881.

6) O. und R. Hertwig, Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Mit 3 Tafeln. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*. 1882. Bd. XV. S. 1.

7) O. Hertwig, Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Mit 4 Tafeln. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*. 1882. Bd. XV. I. Abth. S. 286.

8) O. Hertwig, Dasselbe, II. Schluss. Mit 5 Tafeln. 1882. Bd. XVI. S. 247.

9) W. His, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes*. Mit 12 Tafeln. 1868.

10) A. Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen*. Leipzig 1879. 2. Aufl.

11) A. v. Kölliker, Sur la formation des feuillets germinatifs de l'embryon. *Archives des sciences phys. et nat.* Nov. 1883. t. X. p. 368.

12) Fr. Leydig, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*. Frankfurt a. M. 1857.

13) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. II. Abhdl. Mit 2 Tafeln. Pflüger's *Archiv* u. s. w. Bd. XXXII.

14) H. Rathke, *Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere*. Mit einem Vorwort von Kölliker. Leipzig 1861.

15) Rauber, *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere in normaler und pathologischer Beziehung*. Mit 32 Abbildungen in Holzschnitt. Leipzig 1877.

15 a) Remak, *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere*. Mit Tafeln. Berlin 1851 und 1855.

16) W. Roux, *Der Kampf der Theile im Organismus*. Leipzig 1883.

17) W. Roux, *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo*. Leipzig 1883.

2. Säugethiere.

18) E. v. Beneden und Ch. Julin, Observations sur la maturation, la fécontation etc. chez les chéiroptères. *Archives de Biologie*. 1880. t. I. p. 551.

19) Th. L. W. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies*. Mit 16 Steindrucktafeln. Braunschweig 1842.




20) Hensen, Beobachtung über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1876. Bd. I.

21) A. v. Kölliker, Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. *Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Julius-Marmilians Universität zu Würzburg.* Leipzig 1882. 4°.

22) Lieberkühn, *Ueber die Keimblätter der Säugethiere.* Marburg 1879.

3. Vögel.

23) Balfour, The development of the bloodvessels in the chik. *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1873. p. 280.

24) Born in Hoffmann und Schwalbe's *Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie.* Bd. XI. Abth. I. S. 357.

25) J. Disse, Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefässe im Hühnerei. Mit 3 Tafeln. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XVI. S. 545.

26) Gasser, Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. *Dies Archiv,* 1882. S. 359.

27) Gasser, Zur Entwickelung von Alytes obstetricans. *Sitzungsberichte der Marburger naturforschenden Gesellschaft.* 7. October 1882. S. 73.

28) Gasser, Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. *Marburger Sitzungsberichte.* November 1883. Nr. 3.

29) A. Goette, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1874. Bd. X. S. 145.

30) W. His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1876.

31) W. His, Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. *Dies Archiv,* 1877. S. 177. Taf. V und VI.

32) J. Janošik, Beitrag zur Kenntniss des Keimwulstes bei Vögeln. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften.* 1881. Bd. LXXXIV. Abth. 3. S. 511.

33) P. Kidd, On some points in the early development of the Hen's Egg. *Quarterly Journal of microscopical Science.* Mit 1 Tafel. 1877. Vol. XVII. p. 160.

33 a) Klein, Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen der ersten Blutgefässe und Blutkörperchen im Hühnerembryo. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften.* Mit 6 Tafeln. 1871. Bd. LXIII. Abth. 2. S. 239.

34) Koller, Beiträge zur Kenntniss des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung *Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften.* 1879. Bd. LXXX. S. 316.

35) Th. Kölliker, Zur Entwickelung der Keimblätter im Hühnerei. *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg.* 1875. N. F. VIII.

36) Kupffer und Benecke, Photogramme zur Ontogenie der Vögel. *Nova Acta der kgl. Leop.-Carol.-Deutschen Akademie der Naturforscher.* Halle 1879. Bd. XLI. Pars I. Nr. 3.

37) Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifens. Vögel. Mit 2 Tafeln. *Dies Archiv,* 1882. S. 139.

38) J. Oellacher, Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Stricker's *Laboratoriumheft.* 1870. Sep.-Abdr.

39) Pander, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Ei.* Würzburg 1817.

40) Peremeschko, Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühnerei. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften.* Mit 1 Taf. 1868. Bd. LVI. S. 2.

41) A. Rauber, Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. *Morphologisches Jahrbuch.* Bd. II. S. 550.

42) A. Rauber, *Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan.* Leipzig 1876.

43) H. Virchow, *Ueber das Epithel im Dottersack.* Mit 1 Doppeltafel. Dissertation. Berlin 1875.

44) Waldeyer, Bemerkungen über die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwickelung des Hühnerembryo. Henle's *Zeitschrift für rationelle Medicin.* III. Folge. Bd. XXXIV.

45) W. Wolff (Berlin), Ueber die Keimblätter des Huhnes. *Archiv für mikromicroskopische Anatomie.* Mit 1 Tafel. 1882. Bd. XXI. S. 45.

4. Reptilien.

45 a) Balfour, On the early development of Lacertilia together with some observations on the nature and relations of the primitive sreak. *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1879. p. 421. Mit 1 Tafel.

46) Clark, Embryology of the turtle. *Contribution of the natural history of the United States.* Mit 34 Tafeln. Boston 1857. Vol. II. Part 3. 4⁰.

47) C. K. Hoffmann, Contribution à l'histoire du développement des reptiles *Archives néerlandaises.* 1882. Tom. XVII. S. 168.

48) Kupffer und Benecke, *Die Entwickelungsvorgänge am Ei der Reptilien.* Königsberg 1878.

49) C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Mit 4 Tafeln. *Dies Archiv.* 1882. S. 1.

50) H. Rathke, *Ueber die Entwickelung der Schildkröten.* Mit 10 Tafeln. 4⁰. Braunschweig 1848.

51 a) C. F. Sarasin, Reifung und Furchung des Reptilieneies. Dissertation. Wiesbaden 1883. In den *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut zu Würzburg.* Mit 4 Tafeln. Bd. VI.

52) H. Strahl, Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. *Dies Archiv,* 1888. S. 442.

53) H. Strahl, Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. Mit 1 Tafel. *Dies Archiv,* 1883, S. 1.

54) H. Strahl, Der Gefässhof von Lacerta agilis. *Jenaer Sitzungsberichte.* 30. August 1883.

54 a) H. Strahl, Die Entwickelungsvorgänge am vorderen Ende der Embryonen von Lacerta agilis und vivipara. *Zoologischer Anzeiger.* 1883. Nr. 129.

5. Amphibien und Fische.

55) Balfour, On the development of the elasmobranch fishes. *Journal of Anat. and Phys.* 1876. Vol. X. p. 377. — Introduction Balfour, *ebenda*: Bildung der Keimblätter. S. 517.

56) Ch. van Bambecke, Recherches sur l'embryologie des Poissons osseux. *Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Acad. royale de Belgique.* 1875. Vol. XL.

57) Gensch, Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XIX. S. 144.

58) H. Gensch, *Das secundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische.* Dissertation. Königsberg 1882.

59) A. Goette, *Entwickelungsgeschichte der Unke.* Mit Atlas. Leipzig 1875.

60) J. P. Nuel, Développement du Petromyzon Planeri. *Archives de Biologie.* 1881. t. II.

61) W. B. Scott, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. *Morphologisches Jahrbuch.* Mit 5 Tafeln. Bd. VII. S. 101.

62) Alex. Schultz, Zur Entwickelungsgeschichte des Selachiers. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Mit 1 Tafel. Bd. XI. S. 569.

6. Intracelluläre Verdauung.

G. du Plessis, Turbellariées limicoles, in F. A. Forel et G. du Plessis: *Matriaux pour servir a l'étude de la Faune profonde du lac Leman.* Lausanne 1874. 2. Série. p. 114—124. Pl. III. Figg. 1—3. (*Bull. soc. Vaud. sc. nat.* Tom. XIII.)

64) G. du Plessis, Seconde note sur le Vortex Lemanni. *Bulletin Soc. Vaud.* Tom. XIV. p. 254.

65) V. Graber, Ueber Amoeboidepithelien. *Zoologischer Anzeiger.* 1879. S. 277.

66) L. v. Graff, Ueber die systematische Stellung des Vortex Lemanni. du Plessis' *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XXV. Supplement.

66a) L. v. Graff, Note sur la position systematique du Vortex Lemanni. du Plessis. *Bull. de la Soc. Vaud.* Mit 1 Tafel. Bd. XIV. S. 243.

67) L. v. Graff, *Monographie der Turbellarien.* Mit 1 Atlas. Leipzig 1882. Bd. I. S. 95 ff.

68) R. Heidenhain, Absonderungsvorgänge. Hermann's *Handbuch der Physiologie.* Leipzig 1883. 1. Thl. Bd. V.

69) N. Lieberkühn, Beiträge zur Anatomie der Spongiern. Müller's *Archiv,* 1857. S. 376.

70) El. Metschnikoff, Ueber die Verdauung der Süsswasserturbellarien. *Zoologischer Anzeiger.* 1878. S. 387.

70a) El. Metschnikoff, Untersuchungen über intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. *Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität zu Wien.* Mit 2 Tafeln. Bd. V. Hft. 2.

71) El. Metschnikoff, Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. *Biologisches Centralblatt.* Bd. III. Nr. 18. S. 560.

72) M. Ogata, Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. Aus dem physiologischen Institut zu Leipzig. *Dies Archiv,* 1883. Phys. Abth. S. 405.

73) Parker Jeffery, On the Histology of the Hydra fusca. *Proceedings of the royal Soc.* 1880. Vol. XXX. p. 61.

74) Ray-Lankester, On the intracellular Digestion and Entoderm of Limnocodium. *Quarterly Journal of microscopical Science.* January 1881.

75) L. v. Thannhofer, Beiträge zur Fettresorption und histologische Structur. der Dünndarmzellen. Pflüger's *Archiv* u. s. w. Bd. VII.



76) R. Wiedersheim, Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. *Festschrift der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte gewidmet von der naturforschenden Gesellschaft zu Freiberg i. Br.* 1883. S. 49.

7. Bindesubstanz.

77) J. Brock, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XXXIX. S. 1.

78) Ewald und Kühne, Die Verdauung als histologische Methode. *Verhandlungen des naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg.* Bd. I. Hft. 5. Sep.-Abdr.

79) A. Froriep, Ueber Sarcolemm und die Muskelkerne. Mit 1 Taf. *Dies Archiv,* 1878. S. 416.

80) C. Hasse, Ueber den Bau und die Entwickelung des Knorpels bei den Elasmobranchiern. *Zoologischer Anzeiger.* 1879. Nr. 31 und 32.

81) C. Heitzmann, *Mikroskopische Morphologie des Thierkörpers im gesunden und kranken Zustand.* Wien 1883.

82) W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). *Dies Archiv,* 1862. S. 62.

83) Hensen, Ueber die Entwickelung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. *Archiv für pathologische Anatomie.* Bd. 1864. Bd. 31. S. 51.

84) J. Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Mit 2 Tafeln. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XIII. S. 558.

85) J. Kollmann, Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. *Sitzungsberichte der Münchener Akademie der Wissenschaften.* Mathematisch-physiologische Classe. 1876. Bd. II. S. 163.

86) J. Kollmann, Häutchenzellen und Myxom. Mit 1 Tafel. *Archiv für pathologische Anatomie.* Bd. LXVIII. S. 3.

87) W. Kühne, Kurze Anleitung zur Verwendung der Verdauung in der Gewebsanalyse. *Untersuchungen aus dem physiologischen Institute der Universität zu Heidelberg.* Bd. I. Hft. 2.

88) Fr. Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XII. S. 43, 104 ff.

89) F. Leydig, Ueber den Bau der Zehen bei den Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Mit 3 Tafeln. *Morphologisches Jahrbuch.* Bd. II. S. 165.

90) C. v. Noorden, Die Entwickelung des Labyrinthes bei Knochenfischen. Mit Taf. X. *Dies Archiv,* 1883. S. 235.

91) Ph. Pfeuffer, Die elastische Faser des Ligamentum nuchae unter der Pepsin- und Trypsineinwirkung. Mit 1 Tafel. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XVI. S. 17.

92) C. Posner, Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XIV. S. 132.

93) Rauber, Die Entwickelung der Gewebe des Säugethierkörpers und die histologischen Systeme. Separat-Abdruck aus den *Berichten der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig.* 1883.

94) Ray-Lankester, Connective and vasificative tissues of leech. Mit 2 Tafeln. *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1880. Vol. XX. S. 307.

95) Ray-Lankester, Observations on the development of the Cephalopoda. Mit 2 Tafeln. *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1875. Vol. XV. S. 37.



96) Em. Selenka, *Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere.* II. Hft. Keimblätter und Echinodermen. Mit 6 Tafeln. Wiesbaden 1883. S. 43 und *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XIII.

97) H. Strasser, Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. *Mophologisches Jahrbuch.* 1879. Bd. V. Separat-Abdruck.

98) W. Waldeyer, Archiblast und Parablast. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. II. S. 1.

99) W. Wolff, *Ueber den Zusammenhang des Muskels mit der Sehne.* Dissertation. Berlin 1877.

100) L. Ranvier, *Technisches Lehrbuch der Histologie.* Uebersetzt von W. Nicati und v. Wyss. Leipzig 1877.

101) Hatschek, Ueber die Entwickelungsgeschichte von Teredo. *Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität zu Wien.* 1880. Bd. III.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Keimhaut eines Hühnchens, das 4. Stadium von His. Schluss des Vorderhirns, 9 Urwirbel.

Ae. = Area embryonalis, Embryonalfeld.

A. vasc. = Area vasculosa.

A. v. alba = Area vitellina alba.

A. v. flava = Area vitellina flava.

In der A. vasc. hat die Bildung der Blutzellenhaufen begonnen, und durch Ramificationen stehen dieselben theilweise in Verbindung. Der Sinus terminalis ist schon in der Bildung begriffen.

Fig. 2. Lacerta agilis. Keimhaut von unten gesehen.

A. e. = Area embryonalis.

A. v. = Area vasculosa.

A. v. alba = Area vitellina alba.

A. v. flava = Area vitellina flava.

Kopfbeuge bereits eingetreten, Allantois gebildet, Kreislauf noch nicht im Gange. Zwei Drittel der Area vasculosa mit Blutinseln gefüllt, zahlreiche Verbindungen zwischen denselben und Fortsetzung durch die Area embryonalis. Sinus terminalis noch nicht entwickelt.

Fig. 3. Keimhaut eines unbebrüteten Hühnereies. Sommerei.

Area pellucida war gross und rund, Area opaca deutlich und scharf.

Ektoblast bereits differenzirt, aber doch noch unbestimmt.

Entoblast ist in der Anlage vorhanden. Die Keimhaut besitzt an manchen Stellen nur zwei, an anderen drei Schichten. In dem Randwulst die Umbiegung des Ekto- in den Entoblast noch sehr deutlich. Der Randwulst ruht auf dem Dotterwall. Die Keimhöhle spaltförmig, in ihr einige grössere Dotterkugeln.

Akroblast roth.

Fig. 4. Hühnerkeim, 10 Stunden Bebrütung.

Area pellucida ohne Primitivstreifen und ohne Primitivrinne.

Area opaca dick und undurchsichtig.

Die Abbildung giebt nur die eine Hälfte des Schnittes mit besonderer Betonung des verdickten Randwulstes (Area opaca), der auf dem Dotterwall aufliegt.

Ekt. = Ektoblast mit grossen Zellen.

Ent. = Entoblast verschieden im Bereich der Gastrulahöhle und des Randwulstes. Akroblast roth.

G. = Gastrulahöhle mit verflüssigtem Dotter gefüllt, mit drei Megasphären = Dotterkugeln. Dotterwall als Lager des Randwulstes und als Boden der Keimhöhle.

Die Pfeile bedeuten die (willkürlich angenommene) Grenze zwischen medialem und lateralem Theil des Randwulstes s. S. 392.



Fig. 5. Randwulst eines Hühnerkeimes, ca. 12 Stunden Bebrütung, proximale und distale Partie. Dazwischen eine Strecke ausgeschnitten um Raum zu sparen. Die Keimhaut noch ohne Primitivrinne.

Ekt. = Ektoblast.
E. Ent. = Embryonalfeld-Entoblast.
R. Ent. = Randwulst-Entoblast; bedeutende Grösse der Zellen im Bereich des Randwulstes; in zwei Zellen grosse incorporirte Dotterkugeln.
g. = Gastrulahöhle wie in Fig. 4.
m. = Akroblast roth, mit Vermehrung der Kerne.

Fig. 6. Keimhaut des Hühnchens, Bebrütung ca. 20 Stunden. Vermehrung der Kerne innerhalb des stark verdickten Akroblast, Ansammlung derselben zu Haufen unter dem Ektoblast. Die axiale Anlage soeben in der Bildung begriffen als Primitivstreifen und Embryonalschild. (Ein ähnliches Verhalten hat Disse gezeichnet, Fig. 11.)

Ekt. = Ektoblast.
Ent. = Entoblast mit incorporirtem Dotter, intracelluläre Verdauung, i. e. Vacuolen und Dotterelemente in den Zellen.
m = Akroblast roth.
p = Poreuten.
p' = Poreutenkugel.
R. Ent. = Randwulst-Entoblast.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Keimscheibe des Hühnchens, Primitivrinne und Medullarfurche (3. Stadium von His) halbschematisch.

Mesoblast = axialer Theil des Embryo.
Randwulst = peripherer Theil des Embryo.

Fig. 8. Keimhaut eines Hühnchens. Querschnitt durch die hintere Hälfte. Embryo mit beginnender Bildung des Herzens. 5. Stadium von His, von dem axialen Theil der Keimhaut und von dem peripheren (Randwulst) je ein Stück ausgeschnitten.

Ekt. = Ektoblast.
E. Ent. = Embryonalfeld-Entoblast.
M. = Mesoblast.
p. = Poreutenkugel.
m. = Akroblast aus Poreuten bestehend.
R. Ent. = Randwulst-Entoblast.

Fig. 9. Intracelluläre Verdauung. Keimhaut-Abschnitt aus der Area vasculosa eines Hühnchens. Embryo mit den ersten Urwirbeln, noch ohne Herz, wie Fig. 1. Schnitt aus dem Bereich des Mitteldarmes. Hartnack VIII. Ocul. 3. Salpetersäure von 5%, allmähliche Härtung in Alkohol; Grenacher Karmin, Celloid, Nelkenöl, Balsam.

Ekt. = Ektoblastzellen von verschiedener Form; rechts mehr kubisch, links mehr spindelförmig. Auf und in den Ektoblastzellen liegt
d. = Dottersubstanz (Verdauungsphaenomen).

Ent. = Entoblastzellen aus der Area vasculosa, verschiedene Phasen vor, während, und nach der Incorporirung der Dotterelemente.

1 Eine mit Karmin sehr stark gefärbte Kugel (Nucleïn?).

1* Eine ähnliche Kugel, aber nur halb.

2 Vacuolen.

3 helle blasse Tropfen grösserer und kleinerer Form.

4 Fettkugel.

m. Poreuten, *m'* Poreuten im Begriff sich in Blutzellen umzubilden, an dem vorderen Ende des Haufens eine solche die im Begriff ist, sich loszulösen.

Fig. 10. Intracelluläre Verdauung in den Entoblastzellen der Area vasculosa (des Randwulstes), darüber Poreuten und Ektoblast. Keimhaut des Hühnchens 6. Stadium. Vollendung des Kreislaufes. Oelimmersion. Hartnack. Ocul. III. Ausgez. Tubus. Salpetersäure von 5%. Allmähliche Härtung in Alkohl, Grenacher Karmin, Celloid, Nelkenöl, Balsam.

Ekt. = Ektoblastzellen abgeflacht mit den Poreuten verbunden.

Ent. = Entoblastzellen aus der Area vasculosa mit verschiedenen Phasen vor, während und nach der Incorporirung der Dotterelemente.

1 In Carmin sich färbende Kugeln.

2 Vacuolen.

3 Eine helle Kugel, die an dem Ende eines Protoplasmakegels sitzt.

4 Ruhende Zellen.

5 Poreuten, in deren Nähe wahrscheinlich die Entoblastzelle nach unten zerstört ist, vielleicht durch das Reagens?

m = Poreuten zur Bildung der Haut verwendet.

*m** Poreuten, welche bereits in Blutkörperchen umgewandelt sind.

s = Bahnen für Blutflüssigkeit mit und ohne Blutkörperchen.

Fig. 11. Ein Furchungsbild aus der Keimhaut der Lacerta agilis (nach C. F. Sarasin), es wurde nur die eine Hälfte copirt. Die centralen Zellen klein, die peripheren gross. In der Tiefe der Vorgang neuen Zuwachses deutlich erkennbar. Noch keine Grenze nach dem Dotter hin.

Fig. 12. Querschnitt durch die Keimhaut von Lacerta viridis nach Vollendung des Ektoblast und nach Vollendung des Randwulst-Entoblast. Im Bereich des späteren Embryonalfeldes erst unbestimmte Entoblastanlage!!

Ekt. = Ektoblast.

E. = Randwulst-Entoblast.

F = Furchungskugeln, die noch aus dem Dotter aufsteigen.

m = Akroblast.

Fig. 13. Querschnitt durch die Keimhaut von Lacerta agilis, welche mit einem Primitivstreifen versehen war und einer leichten Vertiefung — dem beginnenden Canalis neuro-entericus. Der Schnitt liegt vor dem Primitivstreifen. Das Embryonalfeld grenzt sich von dem Randwulst schärfstens ab. Randwulstgebiet sehr deutlich.

Ekt. = Ektoblast in der centralen Partie zweischichtig, an dem Rand einschichtig.

Ent. = centrale Verdickung des Entoblast.

E. Ent. = Embryonalfeld-Entoblast, mehrschichtig, noch nicht vollständig differencirt.




F'. = Furchungskugeln, welche von dem Keimhöhlenboden sich noch abschnüren.

R. = Randwulst.

R. Ent. = Randwulst-Entoblast — eine deutliche Zellenreihe bildend.

m. = Akroblast.

Fig. 14. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis, hinter dem Kopfende und hinter den 4 Urwirbeln. Medullarrinne noch offen. 60mal Vergrösserung. Orientirungsbild, nur die Hälfte desselben.

A. a. = Axiale Anlage mit Medullarrinne und Chorda.

A. e. = Area embryonalis.

A. vasc. = Area vasculosa.

A. v. alba = Area vitellina alba.

A. v. flava = Area vitellina flava.

Ekt. = Ektoblast.

E. Ent. = Embryonalfeld-Entoblast niedrig.

M. = Mesoblast.

R. Ent. = Randwulst-Entoblast, die Zellen hoch.

D. = Dotter.

Poreuten innerhlb seröser Bahnen, als rothe Zellen.

Fig. 15. Zellen und Zwischensubstanz aus der Fascia lata eines Rindembryo von 15 cm (Kopf—Steiss) Länge.

Entstehung elastischer Fasern unabhängig von den Bindegewebszellen.

Frisch untersucht mit Tauchlinse, die Zellen gefärbt mit wässeriger Eosinlösung. Die elastische Faser bleibt farblos.

Fig. 16. Querschnitt von Lacerta species?, in der gefässlosen Zone vor dem Kopfende.

A. v. alba = Area vitellina alba.

A. v. flava = Area vitellina flava, von dem Ektoblast bedeckt, nach dem Dotter zu ohne Zellenbelag.

A. vasc. = Area vasculosa, an dieser Stelle ohne Gefässe. Die Wanderzelle roth.

D. Dotter.

D' Dotterkugeln in der Nähe des Entoblast.

Ekt. und *Ent.* wie in den übrigen Figuren. Zwischen Ekto- und Entoblast ein Spalt.

m. = Wanderzelle.

Fig. 17. Querschnitt von Lacerta in der gefässlosen Zone, vor dem Kopfende. Höhle zwischen Ektoblast und Entoblast, mit Serum gefüllt und mit Poreuten. In dem Bereich der blasenartigen Spalte sind die Entoblastzellen sehr niedrig offenbar durch Druck.

Ekt. = Ektoblast.

R. Ent. = Randwulst-Entoblast.

m = Poreuten, sternförmig, mit Ausläufern.

s = Spalt zwischen Ektoblast und Entoblast.

* Zwei stark mit Dotterelementen gefüllte Entoblastzellen.

Fig. 18. Intracelluläre Verdauung und Poreuten bei Lacerta sp.? im Bereich des Vorderarmes peripherer Theil der Area vasculosa. Pikrin-Schwefelsäure, Alkohol, Karmin, Celloid, Glycerin.

Ekt. = Ektoblast.

R. Ent. = Randwulst-Entoblast.

m = Poreuten, nach rechts eine grössere Gruppe, links die Wanderung derselben nach der Peripherie der Keimhaut.

1) Entoblastzellen, welche gegen die Poreuten hin offen zu sein scheinen.

2) Entoblastzellen mit sehr verschiedenem Grade von Füllung, die äussersten nach rechts liegenden sind nur Halbmonde mit wenig Protoplasma im Innern.

3) Grosse Zellen mit Dotterelementen gefüllt, das Protoplasma streifig, die Streifen aber wie ein Astwerk von unten nach oben sich ausbreitend.

s Spalten zwischen Ekto- und Entoblast.

Fig. 19. Längsschnitt durch das Blastoderm eines Pristiurus (nach Balfour, Taf. XXI, Fig. 5). Randwulst deutlich, die Medullarrinne fehlt noch.

Ekt. = Ektoblast.

Ent. = Entoblast.

v. R. = vorderer Punkt des Randwulstes.

h. R. = hinterer Punkt des Randwulstes.

F. = Furchungshöhle.

m. = Akroblast, roth.

Fig. 20. Querschnitt durch das Blastoderm eines Pristiurusembryo nahe dem hinteren Ende der Keimhaut und im Bereich der noch sehr kurzen Medullarrinne. Nur die Hälfte des Schnittes ist dargestellt. Balfour, Taf. XXII, Fig. 86.

Ekt. =Ektoderm.

Ent. = Entoderm.

m = Akroblast (Randkeim), roth.

M = Mesoblast.

U = Urmundlippe.

Fig. 21. Pristiurus, dasselbe Blastoderm, gegen das vordere Ende der Medullarrinne. Balfour, Taf. XXII, 8 b.

Ekt. = Ektoblast.

Ent. = Entoblast.

M. = Mesoblast.

m. = Akroblast, roth.

F. = Furchungskugeln, der nebenliegende Zellenhaufen wird von Balfour für eine um Dotterkerne gebildete Zellenmasse erklärt, welche sich an den Entoblast anschliessen soll. Allein das ist eine Bezeichnung, die als nicht vollkommen zutreffend betrachtet werden darf.

Fig. 22. Querschnitt durch die Embryonalanlage von Scyllium can. Keimscheibe 4 mm Durchmesser. Kurze Medullarrinne. Axialer und peripherer Theil des Blastoderma getrennt. In dem axialen die Chorda, die Medullarrinne und der Mesoblast.

Der Randwulst, bestehend aus Ekto- und Entoblast, und dem dazwischen liegenden Zellenhaufen, dem Akroblasten. Diese Abbildung ergänzt in vortrefflicher Weise die vorliegende Reihe. Denn His bemerkt ausdrücklich *(Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo*, 1877. Tafelerklärung, S. 187), dass der Mesoblast in



einiger Entfernung von der axialen Anlage aufgehört habe, dass dann die Keimhaut eine grössere Strecke nur aus Ektoblast und Entoblast bestanden, und dann erst der Randwulst wieder den Zellenhaufen enthalten habe.

Bezeichnungen der einzelnen Theile wie oben.

C. = Chorda.

u. = Urmundlippe.

Fig. 23. Wanderung der Poreuten in der Area embryonalis. Sehr starke Vergrösserung, Tauchlinse, Flächenbild. Das Protoplasma der Poreuten ist über die ganze seröse Bahn ausgebreitet. An einer Stelle mehrere neugebildete Zellen. Die Grenze wird von Ektoblastzellen gebildet. Keine dieser Zellen ist noch als Blutzelle, kein Abschnitt der von dem Protoplasma zurückgelegten Strecke als „Gefäss" zu betrachten, sondern sellt nur eine Spalte dar.

Fig. 24. Bindegewebszellen aus der Nabelschnur eines 4 cm langen Rindsembryo frisch in Amnionsflüssigkeit untersucht, später mit Eosin gefärbt. Zwischen den Zellen, in dem Gallertgewebe die ersten Andeutungen der Bindegewebsfibrillen *f* ohne irgend welchen Zusammenhang mit den zelligen Elementen.

Ueber die Chorda bei Säugethieren.

(Fortsetzung.)

Von

N. Lieberkühn.

(Hierzu Taf. XIX.)

Aus meinen Untersuchungen von der Bildung der Chorda von Cavia und Talpa hat sich ergeben, dass in dem Kopffortsatz ein Canal auftritt, aus dessen Wand sich durch Eröffnung die den Säugethieren charakteristische platte Chorda bildet. Es fehlte zur Uebereinstimmung dieser Vorrichtung mit dem Canalis neurentericus der Reptilien und Vögel vor Allem die Einstülpung von der Ektoblastseite her. Kölliker untersuchte das Kaninchen, fand aber auch nur einen Spalt in der Chorda, der an der Entoblastseite der Keimscheibe sich eröffnet.

An dem hinteren Körperende bildet sich jedoch in späterer Entwickelungszeit weder bei Cavia noch bei Cuniculus die Chorda aus einem Canal. Es schien jedoch bei Cuniculus dieser Modus der Entwickelung früher aufzuhören als bei Cavia, indem Kölliker einen Spalt bei Embryonen von drei bis vier Urwirbeln nicht mehr vorfand. Ich habe nach dieser Richtung hin meine Untersuchungsreihen vervollständigt und gefunden, dass bei Cavia der Spalt, wenn auch in etwas anderer Weise, auch bei Embryonen von sechs bis sieben Urwirbeln fort existirt; erst wenn die Chorda als Cylinder von vornherein auftritt, hört dieser Bildungsmodus auf.

Neuerdings beschreibt nun Heape auch eine Einstülpung von der Ektoblastseite her bei der Entstehung des Chordaspaltes des Maulwurfs und Bonnet eine solche bei der Keimscheibe des Schafes. Es tritt daher die Frage auf, ob vielleicht Verschiedenheiten der Bildung der Chorda in der Gruppe der Säugethiere selbst vorkommen; deshalb habe ich noch eine grössere Zahl von Keimscheiben von Cavia untersucht und zwar von ver-

schiedenen Entwickelungszuständen. Ich fand aber in den frühesten Stadien nur den Kopffortsatz ohne Canal, oder einen kürzeren oder längeren Canal ohne Eingangsöffnung von der Ektoblast- und ohne Ausmündung auf der Entoblastseite; erst in den späteren Stadien trat dann die Eröffnung auf der Entoblastseite auf.

An den zu dem angegebenen Zweck angefertigten Serien konnte auch zugleich die Berechtigung der von Schäfer und Balfour aufgestellten Ansicht zur Prüfung gelangen, die sie aus den von ihnen abgebildeten Praeparaten entnehmen, dass die Chorda ein Gebilde des Entoblast sei.

Es ist aber auch noch von einem anderen Gesichtspunkte aus bei Säugethieren die Chorda als ein Gebilde des Entoblast aufgeführt worden, indem der Kopffortsatz selbst als ein Gebilde des Entoblast angesehen wurde.

Kölliker sah den Kopffortsatz als ein Product des Mesoblast an: er fand denselben sowohl beim Kaninchen wie auch beim Huhn als einen Anhang des Primitivstreifens vor und zwar unter scharfer Abgrenzung gegen den Entoblast, so dass er als Fortsetzung des Mesoblast des Primitivstreifens zwischen Ektoblast und Entoblast nach dem Kopfende erscheint. Gasser stellte den Zusammenhang des Primitivstreifens mit dem Kopffortsatz nicht in Abrede, fand aber bei verschiedenen Vögeln die Abgrenzung gegen den Entoblast nicht vor: er schloss deshalb die Betheiligung des Entoblast von der Bildung des Kopffortsatzes nicht aus.

Andere Autoren behaupteten dagegen, dass beim Vogel die Abgrenzung gegen den Entoblast immer fehle, dagegen eine solche zwischen dem Kopffortsatz und dem Primitivstreifen immer vorhanden sei. Weder Kölliker hat diese Beobachtungen für das Säugethier noch Gasser für den Vogel bestätigen können. Mir ist es für die Säugethiere ebenfalls nicht gelungen, wie die folgenden Mittheilungen darthun werden. Es ist ersichtlich, wie von der Annahme oder Nichtannahme dieser Grenzscheide zwischen dem Primitivstreifen und dem Kopffortsatze desselben auch die Beantwortung der Frage abhängig ist, ob die Chorda ein Gebilde des Mesoblast oder des Entoblast ist. Ich muss in Uebereinstimmung mit Kölliker bei der Antwort verharren, dass sie dem Mesoblast angehört, wenn ich es als maassgebend ansehen darf, dass die Lage Zellen, welche zwischen Ektoblast und Entoblast zur Zeit der Entstehung des Chordacanales liegt und gegen beide sich zu dieser Zeit abgrenzt, Mesoblast genannt wird. Es würde dann nur die Frage bleiben, ob dieser Mesoblast nicht in früheren Stadien zeitweilig Beiträge vom Entoblast erhalten hat.

In dem Folgenden soll eine Anzahl von Querschnittreihen beschrieben werden, welche über die in Rede stehenden Entwickelungsvorgänge weitere Auskunft geben.

1. Querschnittreihe von einem Embryo ohne Canal.

Die erste derselben, die ich in Betracht ziehe, enthielt nur den Primitivstreifen und seinen Kopffortsatz, der sich bis nahe an das vordere Ende erstreckte, aber noch keine Spur eines Canales. Der Längsdurchmesser betrug 1·1 mm. Mit dieser Keimscheibe zugleich gewann ich noch zwei aus demselben Uterus, welche aber viel weiter in der Entwickelung vorgeschritten waren; die am weitesten vorgerückte enthielt nur noch den hintersten Theil des Chordacanales, weiter vorn war bereits die Chorda-Einschaltung des Entoblast. Das Alter betrug 13 Tage 20 Stunden. In anderen Uteri war der letztere Zustand noch nicht nach 14 Tagen 5 Stunden erreicht.

Ich beginne die Beschreibung mit den Durchschnitten von dem hinteren Theil der Keimscheibe. Auf die Allantois sind sechs Schnitte gefallen; der Ausläufer des Primitivstreifens in die solide Allantois hinein nimmt die vorderste von ihnen ein und kennzeichnet sich durch dichtere Lagerung der Zellen; Endothel der Allantoisgefässe ist noch nicht erkennbar. Die primitive Rinne erstreckt sich über 24 Schnitte; freilich tritt sie in den durch das Ende der schmalen Markamnioshöhle gehenden noch kaum hervor, es erscheint hier der Durchschnitt der Höhle beinahe kreisförmig. Die Zellen der Allantois ziehen sich in der Decke der Markamnioshöhle über fünf Schnitte und bilden in den ersten noch eine dicke Lage in denselben Verhältnissen ungefähr wie es auf Taf. XXI, Fig. 10[1] aus einer späteren Zeit dargestellt ist; wo sie schwinden, wird die primitive Rinne vollkommen deutlich. In dem Primitivstreifen lässt sich eine doppelte Art in der Lagerung der Zellen unterscheiden, wie das für den Kopffortsatz bereits auf Taf. XX, Fig. 8a abgebildet ist; die dem Ektoblast sich anschliessenden stehen nämlich so dicht, dass sie kaum ein Protoplasma im Umfang der Kerne wahrnehmen lassen und von Zellengrenzen keine Rede sein kann, das charakteristische Bild kommt nur durch die Kerne zustande, in denen vielfach karyolytische Figuren von der manigfaltigsten Form auftreten; dabei herrscht auch ein bedeutender Wechsel in der Grösse der Kerne, die locker angeordneten Zellen lagern sich dem Entoblast an.

Auf die primitive Rinne, die nach vorn hin sich allmählich ausgleicht, folgt derjenige Theil des Primitivstreifens, welcher statt der Rinne die von Hensen beschriebene Erhebung besitzt. Sie zieht sich über sechs Schnitte hin: es leitet sich allmählich die Abgrenzung der Chordaanlage gegen den Ektoblast von beiden Seiten her ein und schreitet mehr und mehr gegen die Axe vor. Am 30. Schnitt, von hinten gerechnet, ist Ektoblast vom Mesoblast vollständig geschieden. Es beginnt also nun die Region des Kopffortsatzes. Die dichter gestellten Zellen sind nunmehr dem Ektoblast zu-

[1] Ueber die Chorda bei Säugethieren. *Dies Archiv*, 1882. S. 399.

gefallen und die locker gelagerten gehören der Chordaanlage an. Die Abgrenzung des Entoblast ist klar ausgesprochen.

Der Querschnitt der Chordaanlage im Kopffortsatz besitzt die Form einer Spindel, die zu beiden Seiten sich in den vorn nur aus einer einfachen Zelllage bestehenden Mesoblast fortsetzt, wo derselbe aber in die abwärts verlaufende Darmfaserplatte übergeht, wird er wieder dicker und besteht aus mehreren Zelllagen und erheblichen Lücken, der Anlage für die Gefässe. Die Mesoblastspindel des Kopffortsatzes wird an den weiter nach vorn entnommenen Querschnitten immer dünner und ist schliesslich nur noch einschichtig.

Die Grenze zwischen dem eigentlichen Primitivstreifen und dem Kopffortsatz befindet sich etwas vor der Mitte in der oben beschriebenen Keimscheibe; 20 Schnitte liegen vor ihr und 30 dahinter.

Aus der eben beschriebenen Serie geht hervor, dass im Bereich des Kopffortsatzes die Chordaanlage sowohl gegen Ektoblast als Entoblast abgegrenzt ist, ehe die Bildung eines Chordacanales sich einleitet. Der Canal tritt demgemäss im Mesoblast auf. Eine Grenze zwischen dem Primitivstreifen und dem Kopffortsatz desselben, wie sie L. Gerlach für den Hühnerembryo beschreibt, liess sich hier nicht wahrnehmen, auch nicht an Längsschnitten.

(Es sind hier und in den folgenden Serien nur solche Querschnittreihen für die Darstellung ausgewählt, bei welchen sich unter der gegen den Ektoblast abgegrenzten Chordaanlage auch eine Entoblastgrenze vorfindet. Ich besitze jedoch, wie in meiner früheren Arbeit erwähnt worden ist, auch Serien ähnlich der eben beschriebenen, bei denen ich eine Entoblastgrenze im Kopffortsatz nicht feststellen konnte. Auf die Bedeutung dieses Umstandes, der möglicherweise auch auf Praeparation zurückzuführen ist, will ich hier nicht weiter eingehen, doch geht aus Serien, wie die eben beschriebenen hervor, dass die Chordaanlage im Kopffortsatz abgegrenzt ist, ehe der Canal auftritt, dass dieser sich also im Mesoblast anlegt; es bleibt dabei also nur die Frage unberücksichtigt, wie der Mesoblast des Kopffortsatzes entstanden ist.)

2. Querschnitte durch einen Embryo mit vorhandenem, aber noch uneröffnetem Canal.

Von einem solchen Embryo sind unten eine Anzahl von Durchschnitten beschrieben, und soll hier keine genauere Darstellung davon gegeben werden.

3. Querschnittreihe von einem Embryo mit stellenweise eröffnetem Canal.

Die zu beschreibende Keimscheibe ist 13 Tage 20 Stunden alt. Ihre Länge misst 2·5 mm, ihre grösste Breite 1·9 mm. Der Kopffortsatz des

Primitivstreifens erreicht beinahe den vorderen Rand des starken lichtbrechenden Ovals der Keimscheibe und lässt schon mit der Loupe vier hellere Flecke erkennen, welche die eröffneten Stellen des Chordacanales bedeuten; die hinterste reicht bis beinahe zur Mitte des Streifens; es ist das dieselbe Art von Flecken, wie sie zur Arbeit in diesem Archiv l. c. Taf. XX, Figg. 30 und 32 im Primitivstreifen abgebildet sind. Die fünf hintersten Schnitte gehen durch den freien Allantoiswulst, in welchem nur erst Gefässlücken ohne Endothelauskleidung sich befinden. Am sechsten beginnt die Markamnioshöhle, welche eine geringe Ausdehnung und wie der nächstfolgende noch Zellen der Allantois in ihrer Decke besitzt. Auf dem Boden erscheint die primitive Rinne und zieht sich durch sieben Schnitte hin; Ektoblast und Mesoblast sind miteinander wie sonst in der Axe verschmolzen. an den Seiten aber getrennt; Entoblast ist getrennt. Die Zellen im Primitivstreifen liegen dichter als im peripherischen Mesoblast, der sonst nicht erheblich dünner ist.

Auf das Gebiet der primitiven Rinne folgt nun nach vorn das Gebiet des Primitivstreifen ohne Rinne; es zieht sich dasselbe über zwölf Schnitte hin, deren zwei vorderste bereits den Beginn der bekannten Convexität besitzen. Man kann auch hier überall zweierlei Lagerungen der Zellen unterscheiden; die mit dem sich abgrenzenden Entoblast zusammenstossenden liegen lockerer und das Protoplasma ist reichlicher; die dem Ektoblast zugewandten und die ihm angehörigen Zellen liegen dichter und sieht man beinahe nur abgegrenzte Kerne, die durch eine äusserst geringe Menge Protoplasma getrennt sind. Ein Beispiel für diese Verschiedenheiten in der Lagerung der Primitivstreifenzellen bietet, wie vorher schon angeführt wurde, Fig. 8a auf Taf. XX meiner oben erwähnten Arbeit.

Die Zellen im convexen Theil des Primitivstreifens treten nun in der unteren Lage immer dichter auf, so dass auch hier ein Unterschied hervortritt zwischen ihnen und denen des peripherischen Mesoblast; die Zellen des Chorda-Cylinders beginnen sich so zu ordnen, dass sie nahezu nach dem Mittelpunkt zusammenstrahlen. Der Entoblast erscheint wie verschmolzen mit dem Cylinder und zwar nur an dieser Stelle; eine feine Spalte deutet das Erscheinen des Canales an, welcher auf dem vorausgehenden Schnitt deutlich hervortritt und zwar von erheblicher Ausdehnung; zugleich hat sich hier aber auch der Mesoblast der Chorda scharf gegen den Ektoblast und gegen den seitlichen Mesoblast abgegrenzt; die an Protoplasma reicheren Zellen haben sich etwas in die Länge gezogen und zeigen in der Wand des Chordacanales die früher beschriebene Anordnung.

Die eben beschriebenen Vorgänge vollziehen sich an vier Durchschnitten; an dem nun nach vorn folgenden Theil des Kopffortsatzes (28 Schnitte) wechseln geöffneter und geschlossener Chordacanal mit einander ab, und

zwar in etwas anderer Vertheilung als an den Keimscheiben, welche in meiner früheren Arbeit beschrieben sind. Es findet eine allmähliche Eröffnung des Canales statt, indem sich zuerst die Zellen des Mesoblast von seinem Boden zurückziehen; schliesslich bleibt nur noch ein äusserst dünner Streifen des Entoblast übrig. Nur bei starken Vergrösserungen lässt sich dieser zarte Protoplasmafaden überhaupt wahrnehmen. An den vordersten Schnitten der ganzen Serie werden die Zellen der Canalwand immer niedriger, der Canal wird enger und verschwindet; es folgen auf ihn vorn nur noch zwei Schnitte des Kopffortsatzes; dieser läuft weiter vorn ganz allmählich aus unter mehr oder weniger deutlicher oder mangelnder Abgrenzung gegen den Entoblast.

4. Querschnittreihe durch einen Embryo mit einem Urwirbel. Der Chordacanal ist vorn ganz eröffnet.

Die Keimscheibe liegt in ihrer Entwickelung zwischen den in Figg. 35 und 34, Taf. XX zu meiner früheren Arbeit abgebildeten. Der kurze Chordacanal befindet sich hinter der eigentlichen Rückenrinne und vor der primitiven im Bereich der Convexität; die Rückenrinne ist in Fig. 35 nicht zu verkennen und die primitive durch einen lichten Streifen wenigstens angedeutet. Diese Stelle wird eben nur zu einem kleinen Theil vom Chordacanal eingenommen, der bei seinem geringen Durchmesser bei so schwacher Vergrösserung nicht sichtbar wird; den übrigen Theil der kurzen Strecke nimmt die Convexität vor der primitiven Rinne ein.

Die Länge des eigentlichen Embryokörpers der in Schnitte zerlegten Keimscheibe betrug etwa 2^{mm}.

Die Allantois hatte sich bei diesem Embryo so gestellt, dass nur die hintersten beiden Schnitte sie im Bereich der Leibeshöhle getroffen haben, die übrigen enthalten sie im Dach der sich hinten verengenden Markamnioshöhle. So ist an fünf Schnitten ein vollständiger Durchschnitt der Allantois vorhanden im Dach der Markamnioshöhle; an den nächsten sieben wird die Markamnioshöhle allmählich breiter und die Allantois verliert sich in ihrer Decke. Die Primitivrinne ist auffallend breit, tief und der Entoblast ist überall auch in der Axe scharf gegen Mesoblast abgegrezt. So ist es an noch sieben Schnitten. An den nächsten sechs Schnitten gleicht sich die Rinne aus und es findet sich statt dessen die Convexität ein, in welcher der Chordacanal liegt. Der Canal ist so eng, dass er an der Keimscheibe mit der Loupe nicht erkannt werden kann, zumal die Zellen in der ganzen Gegend körnchenreich sind, und findet sich nur an zwei Schnitten. Es folgt nun in acht Schnitten der Bereich, in welchem er sich

eben geöffnet hat; die Chordaanlage erscheint zunächst noch etwas concav nach unten und besteht durchweg aus zwei Zelllagen; aber schon an den nächsten ist nur eine einfache sichtbar und zugleich stellt sich die eigentliche Medullarrinne ein, welche an Breite mit der hinter der Convexität liegenden primitiven Rinne übereinstimmt. Die Medullarplatte ist an den Seiten so dick wie in der Mitte. Der Entoblast ist abgegrenzt; zwischen ihm und dem unteren Rande des Mesoblast erscheint zu beiden Seiten der Axe eine einfache Lage länglicher Zellen (His' Gefässblatt).

In den vorausgehenden 30 Schnitten erheben sich die Rückenwülste immer mehr und werden dicker, die Chorda wird schmäler und erscheint immer noch als Schaltstück des Entoblast. Die vorderen Schnitte der Serie sind unbrauchbar.

Es ist bemerkenswerth, dass in der vorliegenden Serie die primitive Rinne eine solche Breite erreicht hat, dass man sie in dieser Beziehung nicht von der Medullarrinne zu unterscheiden vermag; es macht nur das Verhalten ihres Bodens einen Unterschied, insofern an demselben Ektoblast und Chordaanlage ungetrennt sind. Der vordere und der hintere Theil der ganzen Rinne sind jetzt noch durch den gegen die Ektoblastoberfläche convexen Theil des Primitivstreifens von einander getrennt.

Es sind die Vorgänge in der Entwickelung der primitiven Rinne hier anders als beim Vogel: es kommt die Erscheinung nicht vor, dass mitten im Boden der Medullarrinne die primitive Rinne liegt und dass der hintere Ausläufer der Medullarrinne mit seinen Wällen den Anfangstheil der primitiven Rinne umgreift.

5. Querschnittreihe durch einen Embryo mit zwei Urwirbeln. Der Chordacanal findet sich nur noch auf einem Durchschnitt.

In Fig. 1 ist ein Schnitt der Primitivrinne dargestellt; es ist der drittletzte Schnitt durch die Markamnioshöhle. Die Rinne hat eine erhebliche Breite und Tiefe, der Boden ist flach, die Wände sind steil und runden sich allmählich nach aussen ab. Die Seitenwände haben eine Dicke von 3—4 Zellen, die sämmtlich karyokinetische Figuren besitzen und die sich bereits so in die Länge ziehen, dass man die charakteristische Streifung der Medullarplatte wahrnimmt. Die Streifen stehen nahezu senkrecht zum freien Rand. Am Boden der Rinne verliert sich die Streifung allmählich und sind die Zellen im Bereich der zukünftigen Chorda nur dichter gelagert als im Bereich der Urwirbelplatten, ohne dass eine Grenzscheide sich zwischen beiden vorfindet.

Bei dem vorliegenden Schnitt hat sich der Entoblast etwas losgelöst;

er ist sonst an den übrigen Schnitten abgegrenzt aber bereits in der Verdickung begriffen.

Die beiden nach hinten im Bereich der Markamnioshöhle folgenden Schnitte gleichen diesem völlig.

Die Veränderungen an den nächsten nach vorn folgenden Schnitten bestehen darin, dass die in der eben beschriebenen nahezu rechtwinkeligen oberen Ränder der Furche sich abschrägen und erheblich verdicken. Auf den dann folgenden Schnitten flacht sich nunmehr die Rinne selbst ab. Die in der Mitte unter ihr belegene Chordaanlage wird immer mehr kenntlich, da sie sich allmählich durch Anordnung und Kleinheit der Zellen von dem zu ihren Seiten gelagerten Mesoblast unterscheidet, ohne jedoch gegen denselben wirklich abgegrenzt zu sein. Der Entoblast ist an diesen Stellen überall abgegrenzt.

Auf den drei nächsten nach vorn folgenden Schnitten grenzt sich allmählich die Chordaanlage gegen den seitlichen Mesoblast ab und wird die Abgrenzung des Entoblast gegen dieselbe undeutlich. Der dann folgende Schnitt ist in Fig. 2 abgebildet. Von der Rinne ist kaum eine Spur vorhanden, die Zellen der Medullarplatte haben die definitive Anordnung ausgenommen in der Mitte, wo sie gegen die Chordaanlage hin sich unregelmässig lagern und in dieselbe allmählich ohne Unterbrechung übergehen. Ebenso ist der Uebergang in den Entoblast. Es sind dies ähnliche Figuren, wie sie auch bereits früher Schäfer abgebildet und Balfour in sein Lehrbuch aufgenommen hat. Die seitlichen Theile des Mesoblast sind nämlich nunmehr vollständig abgegrenzt gegen die Chordaanlage.

Der nächste Schnitt ist in Fig. 3 abgebildet und ist der einzige der ganzen Serie, der einen, somit ausserordentlich kurzen, Canal enthält. Sonst sind die Verhältnisse im Ganzen dieselben wie auf dem vorigen Schnitt, es hat sich nur die Chordaanlage nach den Seiten etwas mehr abgerundet. Der Canal erscheint oval, die längste Axe liegt horizontal; an den Seiten sind die Zellen langgezogen wie die Medullarplattenzellen und schräg und nahezu horizontal zum Canal gestellt, während die der Decke bis weit in den Bereich der Medullarplatte hinein eine Regelmässigkeit in der Lagerung nicht besitzen. Die hintere Wand besteht aus rundlichen Zellen und enthält das Ende des Canales. Die untere Wand wird von einer dünneren Lage Protoplasma mit einem Paar Kernen gebildet. Das Bild nimmt sich im Ganzen so aus wie Querschnitte der jüngeren Embryonen, wo der Canal in der Eröffnung begriffen ist.

Die Abgrenzung der Chordaanlage gegen die Medullarplatte ist auf dem nächsten Schnitt vollendet (Fig. 4). Durch eine feine Grenzlinie wird dieselbe bezeichnet. Die Convexität der Medullarfurche ist eben merklich, die des eröffneten Chordacanals weit erheblicher. Die Chordaanlage erscheint

jetzt als Einschaltung des Entoblast und setzt sich ohne scharfe Abgrenzung nach beiden Seiten in denselben fort. Ihre Zellkerne haben sich verlängert, stehen in der Mitte nahezu senkrecht, an den Seiten neigen sie sich allmählich nach aussen, stehen noch dicht; wo die Chordaanlage in den Entoblast übergeht, wird die Schicht einfach. Der nächste Schnitt (Fig. 5) zeigt, wie die Chordaanlage sich verdünnt und verbreitert und nach beiden Seiten sich concav gegen den lateralen Mesoblast abgrenzt.

Auf den dann weiter nach vorn folgenden Schnitten, auf welchen zugleich je weiter nach vorn desto deutlicher die Erhebung der Rückenwülste hervortritt, wird die Chorda zunächst dünner und breiter und besteht nur aus einer einfachen Lage von Zellen. Dann folgt eine Zone, in welcher sie sich durch radiale Stellung der Zellen wieder mehr gegen den Entoblast kenntlich macht, um dann vorn in dem sich eben anlegenden Kopf ohne sichtbare Grenze in dem Entoblast desselben zu verlaufen.

Es haben diese letztbeschriebenen Durchschnitte grosse Aehnlichkeit mit den kürzlich von H. Strahl beim Reptilienembryo und C. K. Hoffmann beim Vogelembryo abgebildeten Durchschnitten der Chordaanlage an entsprechender Stelle.

6. Querschnittreihe durch einen Embryo von fünf Urwirbeln ohne eigentlichen Chordacanal.

Das hintere Ende des in Rede stehenden Embryo ist in Fig. 12 abgebildet und zwar etwa der Abschnitt hinter dem letzten Urwirbel.

Dasselbe enthält in der Mitte eine dunkle mit *Ch.* bezeichnete Rinne, die nach hinten spitz zuläuft und an ihrem Innenrand je einen feinen dunklen Contour zeigt. Wie aus den gleich zu beschreibenden Durchschnitten hervorgeht, stellt die Rinne dar das Flächenbild der entoblastfreien rinnenförmigen Chordaanlage und ist der innere Contour der Rand des von oben her durchscheinenden Bodens der Medullarfurche, der an dieser Stelle schmäler ist, als die Chordarinne. Auf die nach hinten spitz auslaufende Chordarinne *ch* folgt eine mit *A* bezeichnete Stelle, welche der hier noch vorhandenen leichten, zwischen Medullarrinne und primitiver Rinne eingeschobenen Convexität, somit einer etwas verdickten Stelle der Keimscheibe entspricht und hieran schliesst sich die mit *Pr.* bezeichnete von oben her durchschneidende breite primitive Rinne. Wie aus dem Flächenbild und aus den Durchschnitten hervorgeht, ist der Boden der primitiven Rinne breiter als der Boden der bei *ch* von oben durchscheinenden Medullarrinne.

Durch das hintere Ende des Embryo sind 97 Querschnitte gelegt; jeder Querschnitt ist 0,015 ^{mm} dick.

Vom hinteren Ende an gerechnet gehen 22 Schnitte durch das hintere freie Ende der Allantois, dann hängt auf 17 Schnitten die Allantois mit den Keimhäuten zusammen, ohne dass eine Markamnioshöhle vorhanden wäre; auf Schnitt 40 erscheint die Markamnioshöhle. In deren Decke und mit dieser zusammenhängend findet sich die Allantois noch auf 8 Schnitten, dann folgen noch vier, auf denen sie frei ohne Zusammenhang mit den Keimhäuten vorhanden ist.

Von den Schnitten durch die Markamnioshöhle enthalten die am weitesten nach hinten gelegenen 19 eine annähernd rechteckige, hinten flachere, nach vorn sich vertiefende primitive Rinne, die nur auf den beiden letzteren Schnitten nicht vorhanden ist.

Der zwanzigste Schnitt durch die Markamnioshöhle zeigt auf dem etwas verschmälerten Boden der primitiven Rinne eine sehr schwache Convexität. Die Seitenwände der Rinne sind nicht mehr senkrecht, sondern fallen schräg nach innen ab, ihre untere Grenze gegen die Urwirbelplatten rückt mehr medianwärts vor.

Auf den nächsten 5 Schnitten nimmt die Convexität zunächst etwas zu, um dann nach vorn wieder langsam sich abzuflachen.

Unter der Convexität und von dieser an der Anordnung der Zellen aber nicht durch eine Grenzlinie unterscheidbar, findet sich ein rundlicher Haufen kleiner Zellen, der seitlich ohne Grenze in den Mesoblast übergeht, während die Entoblastgrenze unter ihm undeutlich wird.

Auf den drei dann folgenden Schnitten ist die Rückenrinne halbmondförmig, die unter ihrer Mitte liegende dichtere Zellenmasse annähernd rechteckig; die Grenze zwischen beiden ist noch undeutlich.

Auf den nächsten sechs nach vorn folgenden Schnitten grenzt sich allmählich die Chordaanlage zuerst seitlich gegen die Urwirbelplatten, dann nach oben gegen die Medullarplatte ab. Ihre Form ist dabei annähernd die eines langgezogenen Rechtecks und stehen die mehrschichtig angeordneten Zellen nahezu senkrecht zum unteren Rand. An dem dritten der Schnitte kann man in der Mittellinie bei gewisser Einstellung einzelne Kerne des Entoblast unterscheiden, bei anderen nimmt man keine Entoblastlage wahr.

Auf den beiden letzten der in Rede stehenden Schnitte erscheint auf der Entoblastseite in der Medianlinie eine schwache Einziehung. Diese verbreitet sich auf den nächsten vier nach vorn folgenden Schnitten rasch; man bemerkt, dass an dieser in der Mitte der Entoblast fehlt, und dass derselbe sich seitlich an die äusseren Ränder der verdünnten Chordaanlage anschliesst. Diese ist nunmehr gegen die Medullarplatte durchweg abgegrenzt, die Medullarfurche erscheint jetzt dreieckig ohne abgeflachten Boden.

Ein solcher stellt sich auf den dann nach vorn folgenden Schnitten

ein, so dass man Bilder (Fig. 11) erhält, welche eine dreieckige niedrige Medullarrinne mit schmalen abgefurchten Boden zeigen, unter diesem eine platte, rinnenförmige Chordaanlage, die seitlich ohne Grenze in den Entoblast übergeht, und zwar ist die Chordarinne breiter als der abgeplattete Boden der Medullarrinne.

Die eben beschriebene Serie ist auch insofern bemerkenswerth, als hier an der Uebergangsstelle zwischen Medullarrinne und primitiver Rinne sich noch eine Convexität zwischen beiden findet, während an der oben beschriebenen Serie eines Embryo von zwei Urwirbeln eine solche nicht vorhanden war.

7. Querschnittreihe durch einen Embryo mit sechs Urwirbeln. Es ist ebenfalls kein eigentlicher Chordacanal mehr vorhanden.

Fig. 6 enthält den viertletzten Schnitt durch die Markamnionhöhle. Das letzte Ende der Rinne ist eben angedeutet. Der Schnitt hat die Höhe, welche späterhin das geschlossene Rückenmark und die Chorda zusammen besitzen; der obere Rand wird peripher von einer einfachen Lage von Zellen des Hornblattes gebildet, medianwärts wird die Zellenlage mehrschichtig und geht ohne Grenze in die darunter liegenden rundlichen Zellen über. In diesen beginnt sich bereits eine Streifung in dem Sinne bemerkbar zu machen, wie sie sich nachher auf dem Schnitt zu Fig. 7 deutlicher kennzeichnet.[1] An diesem (dem 6. vom hinteren Ende der Markamnionhöhle an) hat sich bereits zu den Seiten der etwas vertieften Rinne die Medullarplatte gegen die Urwirbelplatte abgegrenzt, und die Zellen haben die der Medullarplatte charakteristische Anordnung angenommen. Die Zellen der unteren Wand der Furche verlieren sich ohne Abgrenzung im Primitivstreifengewebe, welches gegen den Entoblast abgegrenzt ist. Die primitiven Aorten sind durch Endothellagen kenntlich, und reichen bis nahe an die Pleuroperitonealhöhle.

An Fig. 8 hat die primitive Rinne nahezu die definitive Tiefe und bis zu dieser hinab hat die laterale Abgrenzung der Medullarplatte gegen die Urwirbelplatte stattgefunden; am Boden der Furche sind jedoch Chordaanlage und Medullarplatte noch nicht getrennt, obwohl die Stellung der Zellen schon die Grenze der letzteren andeutet.

Auf den letztbeschriebenen Schnitt nach vorn folgt nun eine Zone, in welcher die Rinne allmählich von steilen Seitenwänden und einem ebenen Boden begrenzt wird, der erheblich breiter ist als hinten, wie auch der

[1] Es tritt dieser Umstand an den Figuren weniger als beabsichtigt hervor.

Eingang der Rinne sich immer mehr verbreitet, so dass die ganze Rinne die Form eines Vierecks bekommt, dessen obere Seite fehlt. Dabei findet eine allmähliche Abgrenzung der unteren Wand der Rinne gegen die Chordaanlage statt; doch ist dieselbe weder eine vollständige noch eine gleichmässige, sondern es ist an weiter nach vorn gelegenen Schnitten die Abgrenzung zuweilen weniger ausgeprägt, als an solchen, die weiter nach hinten liegen.

Je weiter nach vorn desto mehr nimmt die ursprünglich viereckige Rinne die Form eines Dreiecks mit nach unten gerichteter Spitze an; mit diesem Vorgang ist eine Verdünnung der unteren Wand der Medullarrinne verbunden. Auf dem 22. Schnitt nach vorn von dem in Fig. 8 abgebildeten ist die Abgrenzung und Verdünnung der unteren Wand der Medullarrinne soweit vorgeschritten, dass man den Eindruck empfängt, als ob die Medullarplatte aus zwei seitlichen Abtheilungen bestünde, die in der Mitte durch kleine mit der Chordaanlage zusammenhängende Zellen getrennt werden.

Auf diesem und auch auf den vorhergehenden Schnitten hat sich bereits die Chordaanlage gegen den seitlichen Mesoblast abgegrenzt.

Auf den nach vorn folgenden findet sich ein feiner querer Spalt in der Chorda ein, ähnlich wie er von einer späteren Serie in Fig. 9 abgebildet ist. Nunmehr erfolgen die Vorgänge, welche die Verbreiterung und Verdünnung der Chorda zur Folge haben. Von der Mitte aus zieht sich allmählich Entoblast und die damit fest zusammenhängende untere Chordahälfte nach den Seiten zurück. Es erscheint daher die Chorda in der Mitte einschichtig und ohne zelligen Entoblastüberzug (vergl. Fig. 10. Derselbe Vorgang aus einem späteren Stadium).

An den Seiten liegen noch die beiden Hälften übereinander in Form einer Schleife, die sich medianwärts öffnet.

Die Entoblastgrenze ist an der Chorda nicht deutlich sichtbar. Indem sich nun die Chorda noch weiter seitlich ausbreitet, dehnt sie sich bis unter die Urwirbel hin aus und erscheint nunmehr als eine Einschaltung des Entoblast. Es sind dies durchweg dieselben Erscheinungen, wie sie früher bei Eröffnung des eigentlichen Chordacanales beschrieben sind, nur dass ein eigentliches Canallumen an den Praeparaten nicht sichtbar ist, sondern die Wände fest aufeinander gedrückt erscheinen.

Auf den Schnitten weiter nach vorn ist die Rückenfurche stellenweise bereits geschlossen; an diesen Durchschnitten besitzt auch die Chorda wieder einen Entoblastüberzug und kann man in der Reihenfolge der Schnitte von hinten nach vorn die allmähliche Unterwachsung der einschichtigen Chordaanlage durch den Entoblast verfolgen.

8. Querschnittreihe eines etwas älteren Embryo, bei welchem der Hinterdarm sich zu schliessen beginnt.

Es bieten die Querschnitte durch das hintere Ende im allgemeinen die gleichen Verhältnisse dar, wie dieselben an dem vorhergehenden Embryo beschrieben sind. Es sollen daher von ihnen nur die in Fig. 9 und 10 abgebildeten Durchschnitte beschrieben werden, auf welche oben schon verwiesen wurde. Fig. 9 enthält den 14. Schnitt vom hinteren Ende der Mark-Amnionhöhle gerechnet. Der Boden der Medullarrinne ist vollständig gegen die Chordaanlage abgegrenzt, ebenso diese gegen die Urwirbelplatten und den Entoblast. Mitten durch die mehrschichtige nahezu rechteckige Chorda zieht sich eine äusserst feine Grenzlinie hindurch, welche den früheren Chordacanal repräsentirt.

Sechs Schnitte weiter nach vorn zeigt die Chorda dasselbe Verhalten, wie bei der Eröffnung eines wirklichen Canales (Fig. 10). In der Mitte besteht sie nur noch aus einer einfachen Schicht senkrecht stehender länglicher Zellen, die an beiden Rändern sich umbiegt und sich verschmälernd bis an das innere Drittel der Chordaanlage reicht, um dort in einer feinen Grenzlinie auszulaufen; diese befindet sich in der Forsetzung des aus der Axe zurückgezogenen Entoblast, der wie sonst sich an die zurückweichende Schleife anlegt.

Die weiter nach vorn folgenden Schnitte stimmen in ihrem Verhalten mit denen der eben beschriebenen Serie im allgemeinen überein.

Der vorgeschrittenste Zustand der Chordaanlage, welcher bisher beschrieben wurde, bestand in der Unterwachsung des Schaltstückes durch den Entoblast.

In der Serie von einer Keimscheibe mit fünf Urwirbeln war dieser Zustand im Gebiet des Kopfdarmes noch nicht aufgetreten, sondern es erschien der Entoblast desselben noch als ein ununterbrochener Epithelring, in dessen ganzem Umfang sich kein Theil so von den übrigen unterschied, dass man ihm seinen Ursprung aus dem Chordacanal ansehen konnte; es liess sich derselbe nur aus den vorausgehenden Stadien erschliessen. In den dicht dahinter liegenden Durchschnitten war dagegen die platte einschichtige Chordaanlage bereits vom Entoblast unterwachsen.

In einer Serie von einem älteren Embryo, bei welchem die secundären Augenblasen bereits vollständig entwickelt sind, treten neue Zustände der Chordaanlage in dem genannten Gebiete auf.

Es erhebt sich nämlich der Chordamesoblast gegen das Markrohr zu einer diesem zugekehrten Falte, die sich vom Entoblast abschnürt; damit

ist alsdann die Chorda zugleich von dem Entoblast unterwachsen. In dem vordersten dieser Schnitte ist bereits die Chorda in ihrer definitiven rundlichen Gestalt vorhanden und durch eine Lage von Mesoblastzellen vom Markrohr getrennt. Dann folgen solche, bei denen sie auch schon ganz vom Entoblast getrennt ist, aber noch die Andeutung einer engen Höhle enthält und schliesslich eine, bei welchem sie noch mit dem Entoblast zusammenhängt und als eine steile Falte desselben erscheint (Fig. 13).

An den weiter nach hinten liegenden Schnitten ist die Chordaanlage zwar auch von dem Entoblast unterwachsen, aber sie ist hier nicht mehr so breit wie in den jüngeren Keimscheiben und ist auch mehrschichtig. Offenbar ändert sich hier die ursprünglich einschichtige Chordaanlage erst nach der Umwachsung durch den Entoblast allmählich in die rundliche um.

Am hinteren Körperende findet sich immer noch Primitivstreifengewebe, aus welchem in der oben beschriebenen Weise die Medullarplatte und Chorda hervorgehen, während der Entoblast schon mehrschichtig ist.

Bei Embryonen von 16 Tagen ist die Chorda überall schon vollständig angelegt und besitzt die nahezu cylindrische Form. Nur die letzten Querschnitte vom hinteren Körperende zeigen noch nicht die seitliche Abgrenzung derselben gegen die Urwirbel. Hinter der Mitte findet sich auch hier die Andeutung eines Spaltes; dem Rückenende fügt sich die Chorda so an, dass sie eine Concavität gegen die Convexität desselben bildet.

Vergleichung dreier Querschnittserien aus verschiedener Entwickelungszeit, um die Verkürzung der primitiven Rinne während des Wachsthums der Keimscheibe nachzuweisen.

Es soll im Folgenden das Verhalten der primitiven Rinne von drei Querschnittserien speciell beschrieben werden, und zwar von einer ohne, einer mit zwei und einer mit sechs Urwirbeln; von den drei Serien ist die ohne Urwirbel oben nicht ausführlich dargestellt (Nr. 2) die mit zwei und sechs Urwirbeln sind die oben beschriebenen.

a) Serie ohne Urwirbel.

Die Markamnioshöhle erstreckt sich durch 106 Schnitte; jeder Schnitt ist dick 0·015 mm, folglich misst die Länge der ganzen Markamnioshöhle 1·59 mm. Der Uebergang des Kopffortsatzes in den Primitivstreifen findet sich auf Schnitt 53, folglich in einer Entfernung von 0·79 mm vom vorderen und hinteren Ende der Markamnioshöhle, also gerade in der Mitte.

Die primitive Rinne findet sich nicht auf den vordersten zehn Schnitten durch den Primitivstreifentheil, folglich beträgt ihre Länge 0·15 mm weniger als dieser, also im Ganzen 0·64 mm.

(Der Canal im Kopffortsatz befindet sich bei dieser Serie nur innerhalb des Mesoblast, besitzt keinen Ausgang nach unten und keinen Eingang von oben. Auffallend in der oberen Wand ist nur eine einzige Stelle, nämlich im Bereich des Hensen'schen Knoten, welche sich durch kernarmes Protoplasma auszeichnet. Es ist durch die beschriebenen Serien immerhin nicht ausgeschlossen, dass auch hier eine Zeit der Entwickelung vorkäme, in der eine Eingangsöffnung zum Canal auf der Ektodermseite vorhanden wäre. Dieselbe müsste dann liegen zwischen den in Nr. 1 und 2 beschriebenen Entwickelungsstadien. Der Canal erstreckt sich an dieser Serie durch etwa 20 Schnitte nach vorn von Hensen's Knoten, besitzt also eine Länge von ca. 0·3 mm. Das Lumen desselben erscheint an einzelnen Stellen unterbrochen, so dass man an eine Entstehung aus einzelnen Abschnitten denken kann, wie ja auch die Eröffnung von verschiedenen Stellen erfolgt.)

b. Serie mit zwei Urwirbeln.

Es erstreckt sich die Markamnioshöhle durch 110 Schnitte, jeder Schnitt ist 0·02 mm dick, folglich misst die ganze Markamnioshöhle 2·2 mm in die Länge. Die Stelle von Hensen's Knoten d. h. der letzte Schnitt, welcher noch Kopffortsatz enthält ist Nr. 88 von vorn. Demnach kommen auf den Primitivstreifentheil 22 Schnitte. Derselbe besitzt also eine Länge von 0·44 mm, während auf den vor ihm gelegenen Theil der Markamnioshöhle 1·76 mm kommen.

Während in der vorigen Serie das Verhältniss des Primitivstreifentheils zum übrigen Theil der Markamnioshöhle 1:1 ist, ist dasselbe in dieser 1:4. Was die absoluten Maasse anlangt, so misst der Primitivstreifentheil bei der vorigen Serie 0·79, die primitive Rinne 0·64 mm, bei diesen der Primitivstreifentheil 0·44, folglich hat (abgesehen vom interstitiellen Wachsthum) eine Verkürzung des Primitivstreifentheils um 0·35 mm stattgefunden.

So viel, wie sich der Primitivstreifentheil verkürzt hat, hat aber der Kopffortsatz an Länge zugenommen, d. h. es hat sich der Primitivstreifen in Kopffortsatz umgewandelt.

c. Serie mit sechs Urwirbeln.

Die primitive Rinne erstreckt sich nahezu bis an das hintere Ende der Markamnioshöhle, wo sie rasch flach ausläuft. Eine Abgrenzung der Medullarplatte gegen die Chordaanlage fehlt mit Sicherheit auf den letzten

acht durch die Markamnioshöhle gehenden Schnitten. Dann folgt auf zehn Schnitten eine Uebergangsregion nach vorn in den Bereich der eigentlichen Medullarrinne. Da von diesen 18 Schnitten jeder eine Dicke von $0 \cdot 015^{mm}$ besitzt, so beträgt die Länge der noch vorhandenen Primitivrinne jedenfalls nicht mehr als $0 \cdot 27^{mm}$.

Es ist demnach nur noch ein Bruchtheil der früheren primitiven Rinne übrig.

Es geht also aus einem Vergleich der drei Serien hervor, dass in der beschriebenen Entwickelungszeit eine bedeutende Verkürzung der Primitivrinne stattgefunden hat.

(An anderen Serien finden sich die Verhältnisse der Länge des Primitivstreifens insofern nicht ganz in Uebereinstimmung mit den oben dargestellten, als derselbe sich bisweilen etwas länger erweist, als man dem Alter der Keimscheibe nach erwarten sollte. In dem Obigen ist das gewöhnliche Verhalten dargestellt.)

Ergebnisse aus vorstehenden Mittheilungen.

1) Vor Bildung des Chordacanales kommt ein Entwickelungszustand der Keimscheibe bei Cavia vor, in welchem nach vorn von Hensen's Knoten drei getrennte Keimblätter existiren, sowohl in der Axe als peripherisch. Das mittlere geht nach hinten continuirlich in den Primitivstreifen über, wie bereits früher dargestellt worden ist.

Der mediale Streifen des mittleren Keimblattes vor Hensen's Knoten ist etwas verdickt, geht aber ohne Grenze in den seitlichen Mesoblast über.

2) Der Chordacanal besitzt in den beschriebenen Serien der nächsten Zeit weder einen Eingang von der Ektoblastseite her, noch einen Ausgang nach der Entoblastseite. Im Bereich von Hensen's Knoten findet sich nur auf der Ektoblastseite eine auffällige lichtere Stelle vor. Der Canal liegt demgemäss in dieser Zeit völlig im Mesoblast.

3) Bei Embryonen mit zwei Urwirbeln findet sich der Canal nur noch an einem Durchschnitt vor, hat sonach eine Länge von höchstens $0 \cdot 02^{mm}$; nach vorn von ihm erscheint die Chorda als Schaltstück des Entoblast und ist vollständig gegen Medullarplatte abgegrenzt. Hinter demselben folgt eine Strecke, in welcher Ektoblast, Chordaanlage und Entoblast nicht von einander zu trennen sind, die Chordaanlage dagegen gegen den seitlichen Mesoblast sich abgegrenzt hat. (Primitivstreifentheil, Schaefer und Bal-

four's Entoblastverdickung.) Weiter nach hinten findet sich zunächst ein abgegrenzter Entoblast und wird die Grenze der Chordaanlage gegen den seitlichen Mesoblast immer undeutlicher bis sie ganz verschwindet und das gewöhnliche Bild des Primitivstreifens, bez. der primitiven Rinne, vorhanden ist.

4. Bei Embryonen von etwa sechs Urwirbeln existirt kein eigentlicher Canal mehr, sondern es geht die platte Chorda nach hinten in eine auf Querschnitten rechteckige Chorda über, durch deren Mitte sich eine horizontale Grenzscheide zieht, ohne dass ein eigentlicher Spalt zu Stande kommt. Dagegen treten behufs Verbreiterung der Chordaanlage dieselben Erscheinungen auf, wie man sie in früherer Zeit bei der Eröffnung des eigentlichen Canales findet.

Es bildet sich in diesem Entwickelungsstadium auch stets von neuem Primitivrinne an, wie daraus hervorgeht, dass bei Embryonen mit zwei Urwirbeln dieselbe bis an das hintere Ende der Markamnioshöhle reicht, während jetzt sich hinter ihr noch ein Abschnitt ohne Rinne vorfindet. In diesen senkt sich beim Fortschreiten des Wachsthums die Rinne ein.

An der Uebergangsstelle der Medullarrinne in die primitive Rinne (d. h. an derjenigen Stelle, wo die gegen die Chordaanlage nach unten abgegrenzte Medullarplatte ihre untere Grenze verliert) kommt eine Art Spalt in der Weise zu Stande, dass die regelmässig gestellten länglichen Zellen der Medullarplatte am Boden der Rinne durch kleine rundliche Zellen unterbrochen erscheinen, wie dieselben sich in der Chordaanlage finden.

5. Aus einer Vergleichung der gesammten oben beschriebenen Entwickelungsvorgänge ergiebt sich, dass es sich hier um einen von vorn nach hinten ablaufenden Entwickelungsvorgang handelt, der die allmähliche Differenzirung der Medullarplatte und der Chorda aus dem Primitivstreifen zur Folge hat. Es würde also z. B. an einer Stelle der Embryo, von welchem Fig. 2 entnommen ist, sich voraussichtlich später ein Zustand vorfinden, wie derselbe in Fig. 3 dargestellt ist, dem dann ein solcher von Figg. 4 und 5 folgen würde. Es tritt nur in späteren Stadien statt des eigentlichen Canales der in Figg. 9 und 10 abgebildete Spalt ein.

Figurenerklärung.

Figg. 1—5. Allmähliche Differenzirung des Primitivstreifens in Medullarplatte und Chorda bei einem Embryo von zwei Urwirbeln. Fig. 1: Schnitt dicht vor dem hinteren Ende der Markamnioshöhle. Figg. 2—5: vier hinter einander folgende Durchschnitte von der Uebergangsstelle des Primitivstreifens in den Kopffortsatz. Fig. 3 enthält den Chordacanal, auf Figg. 4 und 5 erscheint in Folge der Eröffnung desselben die Chorda als Einschaltung in den Entoblast.

Figg. 6—8. Ausbreitung der primitiven Rinne nach hinten bei einem Embryo mit sechs Urwirbeln und zwar Fig. 6 (die anscheinende Ablösung des Entoblast in der Mitte ist Kunstproduct) vierter Schnitt von hinten durch die Markamnioshöhle, Fig. 7 sechster, Fig. 8 achter Schnitt.

Fig. 9—10. Ausbreitung der Chordaanlage bei einem etwas älteren Embryo. Der Schnitt von Fig. 10 ist dicht vor dem von Fig. 9 gelegen.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Embryo von fünf Urwirbeln unmittelbar hinter der Urwirbelregion. Die niedrige, rinnenförmige Chordaanlage erscheint als Schaltstück des Entoblast. Die Chordarinne ist breiter als der abgeplattete Boden der Medullarrinne.

Fig. 12. Hinteres Ende eines Embryo von fünf Urwirbeln von der Entoblastseite her. Die mit *Ch.* bezeichnete dunkle mittlere Rinne ist das Flächenbild der entoblastfreien rinnenförmigen Chordaanlage. Der innere dunkle Contour bezeichnet den Rand des durchscheinenden Bodens der Medullarfurche. Hinter der spitz auslaufenden Chordarinne liegt die mit *A* bezeichnete verdickte Stelle, welche zwischen Medullarrinne und primitiver Rinne *Pr.* als Convexität eingeschoben ist.

Fig. 13. Querschnitt aus der vorderen Körperregion eines Embryo von 15 Tagen. Ausschaltung der Chorda aus dem Entoblast, an dieser Stelle unter Bildung einer Falte.

Eine neue Methode zum Studium des Faserverlaufs im Centralnervensystem.

Von

Dr. Sigm. Freud,
Secundararzt im Wiener Allgemeinen Krankenhause.

In dem Buche „Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen u. s. w. 1876" giebt Flechsig eine Methode der Goldimprägnation an, welche ich wegen ihrer nahen Beziehung zu dem Gegenstande dieser Mittheilung mit den eigenen Worten des Autors citiren will.

„Das zu untersuchende Organ (Rückenmark, Oblongata u. s. w.) wird in einer 1 procentigen Lösung von Ammonium bichromicum erhärtet. Sobald es eben schnittfähig geworden (welcher Zeitpunkt, wie oben erwähnt, beim Rückenmark älterer Foeten und Neugeborener mitunter bereits am sechsten Tage eingetreten) werden die Schnitte angefertigt und nach kurzem Abspülen in Aq. destill. in eine $^1/_2$ procentige Lösung von Goldchlorid gebracht. Sie verweilen hier $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde lang; dann werden sie wieder in destillirtem Wasser abgewaschen und in eine bis 10 procentige Lösung von Natron causticum gelegt. Sehr bald, mitunter fast augenblicklich färbt sich die weisse Substanz dunkelviolett, die graue ist scheinbar ungefärbt. Nach mehrstündigem, bez. mehrtägigem Verweilen wird das Praeparat wieder in destillirtem Wasser kurz abgespült, hierauf kurze Zeit in Alkohol, später in reines Nelkenöl gelegt und in Canadabalsam eingeschlossen."

„Ist das Praeparat zur Zufriedenheit gelungen, so erscheinen lediglich die Nervenfasern violett gefärbt, ganz besonders deutlich aber heben sich die markhaltigen heraus. Alle anderen Gewebselemente sind hell durchscheinend, zeigen höchstens einen schwachgelben Ton, zum Theil sind sie zerstört . . . Wir sehen uns noch nicht in der Lage, genaue Vorschriften zu geben, welche ein unbedingtes Gelingen der Operation garantiren, da die

Momente, welche besonders günstig oder ungünstig einwirken, uns noch nicht genau bekannt sind; wir sind in dieser Hinsicht noch mit Untersuchungen beschäftigt. . ." [1]

In seinen späteren Arbeiten scheint Flechsig auf die Anwendung dieser Methode verzichtet zu haben; auch ist mir keine Untersuchung eines Anderen bekannt, welche mit Hülfe derselben ausgeführt worden wäre. Als ich im Herbst 1883 die Untersuchung des Faserverlaufs in der Oblongata des menschlichen Foetus in Angriff nahm, wobei mir die gebräuchlichen Färbungsmethoden, selbst die Weigert'sche — letztere vielleicht nur in Folge mangelnder Uebung — den Dienst versagten, versuchte ich auch Flechsig's Verfahren, welches sich mir ebenso wie dem Urheber als unverlässlich, aber sehr werthvoll im Falle des Gelingens erwies. Ich konnte aber in Anlehnung an Flechsig's Methode eine neue finden, welche ich hier zunächst in ihren Hauptzügen mittheilen und sodann mit Rücksicht auf Cautelen und Modificationen besprechen will. [2]

Die Methode. Feine Schnitte des in doppeltchromsaurem Kali gehärteten Praeparates werden kurz in destillirtem Wasser abgespült, um sie vom Alkohol, mit welchem das Messer des Mikrotoms befeuchtet war, zu befreien, sodann in ein Uhrschälchen mit 1 procentiger Goldchloridlösung gebracht und 3—5 Stunden darin belassen. Sodann werden sie mit einem reinen Holzstift herausgehoben, in destillirtem Wasser gewaschen und in ein Schälchen mit starker Natronlauge (1 Theil Natron causticum fusum auf 5—6 Theile Wasser) gebracht, in welchem sie meist sofort durchscheinend werden. Sie bleiben darin nur 3 Minuten, werden dann abermals mit Holzstiften herausgehoben und an Filtrirpapier angehalten, so dass einige Tropfen der Lauge abfliessen. Selbst grosse und dünne Praeparate erleiden durch die dabei unvermeidliche Faltung und Zusammenrollung keinen Schaden. Die von Lauge durchtränkten Schnitte werden nun in ein Schälchen mit 10—12 procentiger Jodkaliumlösung gebracht, in welcher sie sich ausbreiten und eine zarte, allmählich in dunklere Nuancen übergehende Rothfärbung annehmen. Nach 5—15 Minuten ist die Färbung vollendet. Wenn man das betreffende Praeparat noch nicht erprobt hat, thut man gut, nach den ersten 5 Minuten einen Schnitt auf den Objectträger zu bringen und in der alkalischen Jodkaliumlösung anzusehen. Treten die Fasern in dunkler Färbung auf lichtrothem Grunde hervor, so wird der Schnitt auf dem Objectträger durch sanftes Auflegen von Filtrirpapier getrocknet, durch

[1] A. a. O. S. 261 ff.

[2] Meinem Freunde und Collegen Hrn. Dr. S. Lustgarten bin ich für vielfache Rathschläge während meiner methodischen Versuche zu Dank verpflichtet.

Eintauchen des Objectträgers in eine Schale mit destillirtem Wasser frei gemacht, das Wasser sodann gewechselt, die Schnitte mittels eines Spatels und Pinsels zuerst in schwächeren dann in starken Alkohol gebracht und nach kurzem Verweilen in Alkohol nach den bekannten Methoden aufgehellt und eingeschlossen. So behandelte Praeparate zeigen im Allgemeinen die groben und feinen markhaltigen Fasern in ausgezeichneter Deutlichkeit dunkelrothbraun bis schwarz auf lichtrothem, oder blau auf ungefärbtem Grunde.

Die Härtung des Praeparates. Die Stücke vom Gehirn und Rückenmark, an denen ich das beschriebene Verfahren angewendet habe, waren in Erlicki'scher Flüssigkeit ($2^1/_2$ Theile doppelchromsaures Kali und $^1/_2$ Kupfervitriol auf 100 Theile Wasser) gehärtet. Man darf erwarten, dass die Färbung auch bei Erhärtung in anderen Chromsalzlösungen gelingt. Nachhärtung in Alkohol ist ganz unschädlich, dagegen sind Praeparate, die durch zu langes Verweilen in der Härtungsflüssigkeit anfangen brüchig zu werden, durchaus ungeeignet für die beschriebene Behandlung. Man geht am sichersten, wenn man die Stücke, sobald sie eben schnittfähig geworden, aus der Härtungsflüssigkeit in Alkohol überträgt. So behandelte Praeparate färben sich selbst, wenn sie durch die Einwirkung des Alkohols grün geworden sind. Praeparate, die ausschliesslich in Alkohol gehärtet worden sind, färben sich zwar, geben aber keine befriedigende Differenzirung.

Der Einfluss der Goldlösung. Die Stärke der Goldlösung und die Dauer ihrer Einwirkung sind wichtige Bedingungen für das vollkommene Gelingen der Praeparate. Meine Versuche zur Abänderung beider Factoren haben mich immer wieder zur 1 procentigen Lösung von Goldchlorid und zur 3—5 stündigen Einwirkung derselben zurückgeführt. Wer sparen will, kann mit schwächeren Lösungen bei entsprechend längerer (z. B. $^1/_{10}$ $^0/_0$ bei 10 stündiger) Einwirkung, dasselbe erreichen, doch nicht mit jener Sicherheit, die zur Anfertigung von grossen Schnittreihen unerlässlich ist. Waren die Schnitte, ehe sie in die Goldlösung kamen, gut ausgewaschen, so tritt in letzterer auch niemals Häutchen- oder Niederschlagbildung ein, und dieselbe Lösung kann wiederholt zu Färbungen benutzt werden.

Ich kann zwei Modificationen der beschriebenen Methode angeben, welche beide ebenso verlässlich und allgemein anwendbar sind, von denen die eine, jetzt von mir ausschliesslich geübte, grosse Vortheile, die andere gewisse Nachtheile hat. Die erste dieser Modificationen besteht darin, die 1 procentige wässerige Lösung mit dem gleichen Volumen starken (94 $^0/_0$) Alkohol zu mischen. Für Praeparate, welche die Färbung leicht annehmen, kann auch eine Mischung der 1 procentigen wässerigen Goldchloridlösung

mit zwei Theilen Alkohol von Nutzen sein. Praeparate, die mit diesen Flüssigkeiten behandelt sind, zeigen eine bei weitem schärfere Differenz der Färbung von Fasern und Untergrund als die leicht im Ganzen zu dunkel gerathenden Praeparate aus wässeriger Goldchloridlösung; auch zeigen sie mehr feinste markhaltige Fasern als die letzteren. Der Zusatz von Alkohol zur Goldlösung ist eines der Mittel, durch welche die sonst vom Praeparat abhängige Nüance der Färbung beeinflusst werden kann. Doch ist hervorzuheben, dass an gleich behandelten Schnitten desselben Praeparates die schwarze, rothe und blaue Färbung der Fasern nicht etwa in regellosem Durcheinander auftritt, sondern dass Abänderungen der Faserfärbung fast immer Winke für die Zusammengehörigkeit und den Entwickelungszustand der Fasersysteme geben, denen sie als constante Eigenthümlichkeit zukommen. Insbesondere die alkoholischen Goldlösungen ertheilen den Fasern solche gleichmässige und verwerthbare Färbungsunterschiede.

Die zweite dieser Modificationen beabsichtigt, die Dauer der Herstellung der Praeparate abzukürzen, und hat ihr Vorbild in einem von Obersteiner für die Carminlösung empfohlenen Verfahren. Dampft man eine der empfohlenen Goldlösungen über einer Gasflamme etwa 15 Minuten bis auf $^{2}/_{3}$ ihres Volumens ein, so zeigen sich die darin enthaltenen Schnitte ebenfalls zur Färbung nach den angegebenen Vorschriften geeignet. Die Concentration der Goldlösung kommt bei diesem Verfahren weniger in Betracht; gegen den Vortheil der Zeitersparniss fällt in's Gewicht, dass man den Erfolg nicht ganz in der Hand hat und nur schwer feinen Goldniederschlägen auf dem Praeparate entgeht.

Die Einwirkung der anderen Reagentien. Stärke und Einwirkungsdauer der Natronlauge sind innerhalb weiterer Grenzen gleichwerthig; verdünnte Laugen sind durchaus zu vermeiden; mehrstündige Einwirkung der Lauge erschwert die später nothwendige Behandlung der Praeparate. Manche Praeparate vom Erwachsenen zeigen schon in der Lauge den Beginn einer Färbung, was für die weitere Behandlung gleichgiltig ist.

Die Stärke der Jodkaliumlösung ist mit Rücksicht auf möglichst rasche Reduction der im Praeparat enthaltenen Goldverbindung gewählt. In 2 procentigen Lösungen erfolgt dieselbe zu langsam, in 25 procentigen bilden sich Niederschläge und nimmt der Grund der Praeparate eine tiefblaue Färbung an. Zumeist reichen 5—15 Minuten zur Erreichung der besten Färbung hin. Längerer Aufenthalt in Jodkaliumlösum verstärkt die Färbung, erschwert aber das späterhin nothwendige Entlaugen mancher Praeparate. Zur Sichtbarmachung der Exner'schen Fasern in der Grosshirnrinde bedurfte es bei meinen Praeparaten einer mehrstündigen Einwirkung

der Jodkaliumlösung, doch mögen weniger lange gehärtete Praeparate sich anders verhalten.

Es ist im Allgemeinen vortheilhaft, möglichst wenig Lauge mit den Praeparaten in die Jodkaliumlösung zu bringen und dieselbe nach 10 bis 25 Praeparaten zu erneuern. Für das Gelingen der Färbung ist es durchaus nöthig, die angegebene Reihenfolge der Reagentien festzuhalten. Ein Praeparat, das aus Goldchlorid in Jodkalium gebracht wird, bräunt sich daselbst, erbleicht wieder in Lauge und lässt dann mehr keine Reduction der Goldverbindung zu. Ebensowenig Erfolg würde man haben, wollte man die successive Einwirkung von Lauge und Jodkalium durch die Einwirkung einer alkalisch gemachten Jodkaliumlösung ersetzen. Welches der chemische Hergang bei der beschriebenen Goldimprägnation ist, weiss ich nicht anzugeben; ich vermuthe, dass es sich um Bildung und rasche Zersetzung einer Goldjodkaliumverbindung bei Gegenwart und durch die Einwirkung von Lauge handelt. Dafür spricht auch folgende Thatsache: Bringt man zu einer wässerigen Lösung von Jodkalium tropfenweise Goldchlorid, so entsteht zunächst ein brauner Niederschlag, der sich alsbald auflöst, während die Bräunung der Flüssigkeit und der sich entwickelnde Geruch das Freiwerden von Jod anzeigen. Setzt man jetzt Natronlauge zu, so entfärbt sich die Flüssigkeit wieder und beginnt nach einiger Zeit Gold als feines schwarzes Pulver abzuscheiden. Man kann diese Reaction zur Verstärkung der Färbung solcher Praeparate verwerthen, welche wegen ungenügender Einwirkung der Goldlösung oder wegen allzulanger Einwirkung der Chromsalze sich gegen das beschriebene Verfahren wiederspenstig erweisen. Man setzt zur Jodkaliumlösung, in der dieselben sich befinden, einige Tropfen Goldchlorid zu und entfärbt dann durch einen Tropfen Lauge, wenn die Entfärbung nicht spontan nach einigen Minuten eingetreten ist. Man muss die Praeparate dann entfernen, wenn die Bildung des schwarzen Niederschlags in der Flüssigkeit beginnt.

Das Entlaugen der Praeparate. Das Centralnervensystem der Neugeborenen und der älteren Embryonen (es standen mir nur menschliche Früchte von 5 Monaten aufwärts zur Verfügung) ist das dankbarste Object für die Anwendung der beschriebenen Methode; gelungene Praeparate erfordern aber eine strenge Einhaltung der hierfür gegebenen Vorschriften, während Praeparate aus dem Centralnervensystem des Erwachsenen auch bei loserer Handhabung des Verfahrens und mannigfachen Abänderungen desselben gute Färbungen zulassen. Die Herstellung von Praeparaten des Erwachsenen wird insbesondere dadurch erleichtert, dass die Schnitte aus der reducirenden alkalischen Jodkaliumlösung in Wasser und in Alkohol gebracht werden können, ohne dass man eine Verunstaltung derselben durch

Quellung und Schrumpfung zu befürchten brauchte. Bei den Praeparaten vom Neugeborenen und Embryo ist es dagegen nicht gestattet, die in ihnen enthaltene Lauge durch Auswaschen in Wasser zu entfernen, weil die verdünnte Lauge, die dann gebildet würde, ungleichmässige Quellung und später ungleichmässige Schrumpfung in Alkohol herbeiführt. Die Schnitte müssen vielmehr einzeln auf Objectträger gebracht und dort durch sanftes Anlegen von Filtrirpapier getrocknet werden. Bei besonders weichen und dünngeschnittenen Praeparaten ist auch dieses Verfahren nicht anwendbar, weil das Gewebe des Papiers Eindrücke auf dem Praeparate zurücklässt. Es bleibt dann nichts übrig, als durch seitliches Anlegen des Filtrirpapiers die in den Schnitten befindliche Lauge aufzusaugen. Gut gehärtete Praeparate ertragen zumeist das Auflegen von Filtrirpapier; überhaupt macht das Entlaugen der Praeparate um so weniger Schwierigkeiten, je kürzere Zeit die Reduction in Jodkalium in Anspruch genommen hat. Dieser Theil des Verfahrens ist bei weitem der mühsamste und zeitraubendste. Es wäre möglich, dass die Behandlung der Schnitte auf dem Objectträger, wie sie neuerdings für Schnittreihen geübt wird, auch bei der Anwendung dieser Methode durchführbar ist, und dass bei solcher Modification des Verfahrens viel Zeit und Mühe erspart werden kann.

Eigenthümlichkeiten und Leistungen dieser Methode. Das Fehlschlagen aus unbekannten Gründen, wie es bei anderen Vergoldungsverfahren den Histologen oft Anlass zur Klage giebt, kann der hier mitgetheilten Methode nicht zum Vorwurf gemacht werden. Ist ein Praeparat überhaupt für die Anwendung derselben geeignet, so kann man mit aller Bestimmtheit darauf rechnen, beliebig grosse Schnittreihen gleichmässig gefärbter Praeparate herzustellen. Ich kann leider nicht angeben, dass die Bilder, welche die hier mitgetheilte Methode ergiebt, unveränderlich seien. Nach mehreren Monaten zeigen die meisten Schnitte einen feinkörnigen Niederschlag, der übrigens die Untersuchung selbst bei Hartnack Obj. 6 nicht beeinträchtigt, einzelne aber auch ein fleckweises oder an den Rändern beginnendes Ausbleichen. Da andererseits ganze Reihen von Praeparaten von letzterer Veränderung nichts zeigen, vermuthe ich, dass die unvollständige Entfernung der Lauge bei nur kurzem Aufenthalte in Alkohol, den ich sonst als empfehlenswerth angegeben habe, an dieser Veränderlichkeit Schuld trägt. Demnach hoffe ich diesen Mangel der Methode beseitigen zu können.

Als Vorzüge der Methode sind zweierlei hervorzuheben: Erstens die überraschende Deutlichkeit, mit welcher die Faserzüge dunkel auf hellem Grunde gezeichnet erscheinen, und die insbesondere bei schwachen und mittelstarken Vergrösserungen die Arbeit des Hirnanatomen zu einer be-

quemeren und sicheren macht, während bei stärkeren Vergrösserungen die einzelnen Fasern so scharf gesondert sichtbar sind, dass man versucht ist, sie zu zählen. Aehnlich scharf treten die Faserzüge auch an Praeparaten hervor, die nach Behandlung mit Chlorpalladium durch Goldchloridkalium gefärbt sind, doch sind die letzteren für stärkere Vergrösserungen unbrauchbar, bei denen es sich zeigt, dass ihre Zeichnung durch grobe Niederschläge zu Stande kommt, welche den Verlauf der Faserzüge nachahmen.[1]

Ein zweiter Vorzug der Methode ist das Sichtbarwerden sehr feiner markhaltiger Fasern, welche an Carminpraeparaten nicht erkannt werden können, deren Masse und Verbreitung wir überhaupt erst seit der Anwendung der Methoden von Exner und Weigert übersehen. In Beziehung auf die Darstellung dieser Fasern scheint unsere Methode der Exner'schen Osmium-Ammoniak-Behandlung nachzustehen, der Weigert'schen Fuchsinfärbung mindestens gleichzukommen. Solche feine Fasern zeigen sich überall in der grauen Substanz, formiren ein feines Strickwerk um die Querschnitte im motorischen Feld der Oblongata, ein anderes in der vorderen Brückenabtheilung, seitlich von der Raphe und den Längsfasern derselben parallel u. s. w.

An Schnitten aus dem Centralorgan des Erwachsenen färben sich auch die Nervenzellen und deren Fortsätze (obwohl gewisse Zellen, wie die in der Hirnrinde nicht), und das Bild enthält eine solche Fülle von stärkeren und feineren Fasern, dass es eigentlich mehr bietet, als die Beobachtung aufzufassen vermag. Besondere Vortheile bieten dagegen Praeparate von Neugeborenen und Embryonen, an denen zumeist auch die Nervenzellen ungefärbt sind, und das Faserungsbild in grösster Schärfe dunkel auf hellerem Grunde hervortritt, in welchem Gefässe, zellige Elemente und Neuroglia wegen ihrer gleichmässigen schwachen Färbung der Beobachtung entzogen sind. Diesem Faserungsbilde sind ferner zwei Anhaltspunkte für die Zusammengehörigkeit der Fasern zu entnehmen. Zunächst färben sich alle bereits markhaltigen Bündel (wie Wurzelbahnen, Hinterstränge, hintere Längsbündel u. s. w.) dunkelrothbraun bis schwarz, während weniger entwickelte Fasermassen in lichterem Roth erscheinen; sodann nehmen manche Fasermassen (wie die Pyramiden u. s. w.) überhaupt nur schwer die Färbung an und fallen darum an den meisten Praeparaten aus dem Bilde aus. Der Vergleich solcher Praeparate mit anderen, an denen auch diese Fasersysteme gefärbt sind, und mit entsprechenden Abschnitten des Erwachsenen ist ein überaus lehrreicher.

Die Histologie zählt so viele Methoden, die sich nur in den Händen ihrer Erfinder als brauchbar erwiesen haben, dass ich mich zur Mittheilung

[1] Ich konnte nicht in Erfahrung bringen, von wem dieses immerhin gut brauchbare Verfahren zuerst angegeben worden ist.

aller, selbst kleinlicher Vorschriften entschlossen habe, um dieser Methode ein ähnliches Schicksal zu ersparen. Es erübrigt nur noch aufmerksam zu machen, dass die Reduction der in den thierischen Zellen gebildeten Goldverbindung durch Lauge und Jodkalium eine allgemein anwendbare Reaction ist, die bei entsprechender Abänderung des Verfahrens das Studium der Nerven auch in anderen Organen erleichtern könnte.

Hrn. Prof. Th. Meynert, welcher mir für meine Arbeiten die Mittel seines Institutes mit grösster Liberalität zur Verfügung gestellt hat, bin ich zu wärmstem Danke verpflichtet.

Ein Nachwort.

Von

J. Kollmann
in Basel.

Meine Auffassung des Mesoderms hat, noch ehe sie in extenso und mit Abbildungen versehen erscheinen konnte, bereits eine Kritik erfahren: A. Kölliker, „Nachtrag zu meinem Aufsatze: Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe". *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XL. S. 356.

Der Mechanismus der Herausgabe der meisten Zeitschriften bringt es bekanntlich mit sich, dass die eingesendeten Abhandlungen um Monate später erscheinen, als ihr Abschluss erfolgt ist. In unserer arbeitsregen Zeit findet und sucht der Autor unterdessen eine Gelegenheit, den Kernpunkt der von ihm behandelten Frage irgendwo und in irgend einer Form darzulegen. Dasselbe habe auch ich gethan, und so konnte denn Kölliker über meine Meinung ungefähr ebenso orientirt sein, wie ich selbst über seine neueste Auffassung der embryonalen Keimblätter, lange vor der eben jetzt erfolgten Publication. Er hatte nämlich alle jene Gedanken und Erfahrungen, welche soeben in erweiterter Form die Presse verlassen haben (*Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XL. S. 179), in einem Vortrage am 8. August 1883 in der medicinischen Section der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft mitgetheilt, worüber ein kurzer Bericht in den *Archives des sciences physiques et naturelles de la Bibliothèque universelle de Genève*. S. X. p. 368 erschienen war. Einige jener Sätze lagen mir also vor, in denen der vielerfahrene Gelehrte jede Bedeutung der Keimblätter für die Histogenese verwirft. Das war ein authentisches Aktenstück, und ich habe von ihm, wie die vorstehende Abhandlung: der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz beweist, nach altem Brauch gebührende Notiz genommen. Dasselbe hat Kölliker gethan mit meinen

kurzen Angaben in dem *Biologischen Centralblatt*, Bd. III, Nr. 24 und *Recueil zool. Suisse*, 2, p. 159. Während aber ich mit seiner gedrängten Uebersicht wie mit einer gegebenen „feststehenden Grösse" rechne, misst er selbst mit einem anderen Maassstabe. Mir wird a tempo der strenge Zuruf nachgeschleudert, für meinen Ausspruch „der Mesoblast habe keinen Antheil an der ersten Anlage der Area vasculosa" statt Hypothesen doch lieber thatsächliche Nachweise zu erbringen." Dass ich wohl wusste, wozu ich nach dem Ausspruch in dem *Biologischen Centralblatt* u. s. w. verpflichtet war, möge Kölliker daraus entnehmen, dass um dieselbe Zeit, während welcher er (8. März 1884) zu Würzburg seinen Apell niederschrieb, der von ihm geforderte Ausweis über mein Verfahren in dieser Angelegenheit schon seit Mitte Januar in dem Redactionsbureau zu Leipzig sich befand. —

Es wird sich nun zeigen, wie weit meine Gründe für stichhaltig befunden werden, welche an der bisherigen Auffassung des Mesoblast rütteln. Ich vertrete die Meinung, dass es in der Keimhaut der Vögel, Reptilien und Selachier einen von dem Mesoblast unabhängigen Bezirk giebt, aus welchem das embryonale Blut hervorgeht, und zwar die rothen und die weissen Blutkörperchen. So lange die Embryologie dieser Vertebraten vor der Thatsache steht, dass der Embryo sich ohne Blut aufbaut, und das Blut ohne Embryo sich entwickelt, wird immer wieder der Versuch auftauchen, das, was man mittleres Keimblatt nannte, als zwei gesonderte Gebiete zu betrachten.[1] Wenn das richtig ist, dann hat man guten Grund, jeden dieser getrennten Bezirke mit einem besonderen Namen zu belegen. Worte sind in der Naturwissenschaft mehr als leerer Schall, denn eine gute Bezeichnung ist oft das einzige Mittel der Verständigung. Ob das mit der Bezeichnung „Akroblast" der Fall sein wird, kann ich selbst nicht beurtheilen. Doch will es mir scheinen, dass sich über diesen Punkt leicht eine Uebereinstimmung erzielen lassen werde. Stellt doch Kölliker selbst soeben wieder den Satz auf (S. 189): „Das Blut und die Gefässe nehmen ihren Ursprung in den peripheren Theilen des Keimes, in der Area opaca, und wachsen die Gefässe von hier aus in den Embryo hinein, in welchem in den ersten Zeiten keinerlei selbständige Gefässbildung statt hat." Also entsteht der Embryo auch nach seiner Ansicht ohne Blut — und die Area opaca ist das Organ der Blutbildung. Für den Inhalt dieser Area opaca, den ich genau studirt, habe ich den Namen Akroblast gebraucht; denn eben dieser Inhalt, die embryonalen Zellen sind früher da als der Mesoblast, sie stammen nicht von dem Mesoblast, und deswegen verdienen sie einen besonderen Namen, gleichsam eine Standarte, damit ihre Bedeu-

[1] Noch andere Gründe siehe oben S. 392 u. ff.

tung auch äusserlich bemerkbar gemacht sei. Sonst stimmen wir Beide zwar bezüglich der von der axialen Anlage getrennten Entstehung des Blutes überein, doch scheidet sich der Weg, sobald wir die Schlussfolgerungen ziehen. Ich dächte, es sei eine nothwendige Consequenz der oben erwähnten Beobachtung, dass wenn Blut und Gefässe sich in der Area opaca entwickeln, an einer besonderen Stelle der Keimhaut, zu einer besonderen Zeit und mit Hülfe eines aparten Zellenmateriales, dann besässe diese Stelle auch eine histogenetische Bedeutung. In diesem Sinne habe ich die Thatsachen und Erfahrungen weiter erwogen, welche für die Herkunft der Stützsubstanz von Werth sind. C. K. Hoffmann hat in demselben Heft der *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, welche die Abhandlung und den an meine Adresse gerichteten „Nachtrag“ Kölliker's enthält, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien veröffentlicht. Auch C. K. Hoffmann leitet das Blut nicht von dem Mesoderm ab, sondern lässt es, wie ich, an bestimmten Stellen der Keimhaut vorhanden sein, noch bevor das Mesoderm sich dort angelegt hat. Es kommen also noch andere Beobachter zu demselben Ergebniss, dass der Mesoblast keinen Antheil hat an der ersten Anlage der Area vasculosa.

Ich verzichte für jetzt auf eine weitere Analyse der zweifellos Allen willkommenen Abhandlung Kölliker's über die embryonalen Keimblätter und die Gewebe, und beabsichtige einige Zeit zu warten, wenigstens so lange, bis es den Fachgenossen möglich geworden ist, auch von meiner ausführlichen Publication Einsicht zu nehmen. Es ist ja wohl vorauszusehen, dass sich in der nächsten Zeit noch mehrere Forscher an der Discusion betheiligen. Unterdessen dürfte sich die Parole, welche mein hochverehrter Freund soeben ausgegeben hat, bedeutungsvoll und fruchtbringend zugleich erweisen. Nichts ist förderlicher, als die entschiedene Aeusserung eines so bedeutenden Gelehrten. Die Discussion erhebt sich sofort zu einer belebenden Höhe. Alte Erfahrungen werden wieder erneuert, andere Gesichtspunkte tauchen auf und die Betheiligung weiterer Kreise bringt willkommenes Material zur Aufklärung. Die ganze Angelegenheit rückt dadurch der Entscheidung näher. Allein ebenso wichtig sind oft die Fortschritte in der Erkenntniss der einzelnen Phasen des untersuchten Vorganges, und der grösste Gewinn liegt nicht selten darin, dass die ganze Fragestellung eine andere wird und von ihr aus auch die Deutung.

Ich für meinen Theil trete freilich nicht mit allzu sanguinischen Hoffnungen der weiteren Debatte entgegen, und zwar um so weniger, als ja deutlich zu sehen ist, wie sehr wir erst am Anfange des Weges stehen. Handelt es sich doch sogar darum, über bestimmte Begriffe sich vorerst zu verständigen. Was ist z. B. ein Gewebe in der Embryologie? Sind die Keimblätter als „Gewebe“ zu bezeichnen, wie dies Kölliker thut? Seite 210

lautet einer der Schlusssätze: „Die zuerst differenzirten „Gewebe“ besitzen den Charakter von Epithelien und stellen den Ektoblasten und den Entoblasten dar.“ Ich klammere mich an den Ausdruck an, dort wo es gilt eine Verständigung anzubahnen. Dann aber scheint mir der Begriff „Gewebe“ nur anwendbar für die aus den embryonalen Zellen hervorgegangenen Produkte, welche die Struktur bedingen. Der Ekto- und Entoblast sind also nach meiner Vorstellung noch keine Gewebe, sondern ein epithelial angeordnetes embryonales Zellenlager, aus dem erst „Gewebe“ entstehen werden. Ektoblast und Entoblast sind Primitivorgane, Keimblätter, nicht mehr und nicht weniger. Auch der Mesoblast ist kein Gewebe, sondern, möge seine Herkunft wie immer abgeleitet werden, in allererster Reihe eben ein Urorgan, ein Keimblatt, nach Lagerung und Anordnung verschieden von den beiden vorigen. Eine ähnliche Stellung will ich dem Randkeim zuweisen, nämlich diejenige eines embryonalen Organes, und zwar mit genau demselben Recht, mit dem man ihn noch für einen Theil des Mesoblasten erklärt, nämlich mit dem Recht der — Deutung.

Sehen wir den jüngsten Arbeiten etwas schärfer auf den Grund, welche die Frage von der Herkunft der Stützsubstanz und im Anschluss daran die Bedeutung der Keimblätter als histogenetische Primitivorgane erörtern, so muss man doch zugestehen, dass ihr Gewicht zumeist von der Schärfe der Deutung abhängt, wodurch die schon längst bekannten Thatsachen in ein neues Licht gerückt werden. Keine bringt Aufsehen erregende Entdeckungen, aber alle sind werthvoll und eigenartig durch die Art und Weise, wie sie eine Reihe von Beobachtungen in einen bestimmten Zusammenhang bringen.

Wohl weiss ich, dass die Annahme auch nur eines einzigen histogenetischen Organes Gefahren in sich birgt. Es ist die unabwendbare Consequenz, dass dann die Keimblätter als histogenetische Primitivorgane in toto aufgefasst werden müssen. Ihr Ansehen nach dieser Richtung hin ist aber gerade jetzt schwer erschüttert. Allein es will mir scheinen, dass alles dasjenige, was als morphogenetische Rolle der Keimblätter bezeichnet wird, einst auch ihr histogenetisches Ansehen wieder herstellen wird.

Noch vor wenig Jahren konnte man eine Homologie der beiden primären Keimblätter in allen Stämmen der Metazoen verkünden, heute ist das nicht mehr gestattet, weil es Metazoen mit zwei und andere mit drei Keimblättern giebt, und das dritte Blatt nur als ein Abkömmling der beiden vorigen betrachtet werden kann. Hat man darum jeden Versuch aufgegeben, das Gesetzmässige ausfindig zu machen, das in der ersten Anlage der Metazoen liegt, und das wir mit dem Ausdruck Homologie bezeichnen? Keineswegs. Obwohl es klar geworden ist, dass eine vollständige Homologie der beiden Blätter durch alle Formen hindurch nicht existirt,

so ist man doch noch der Ueberzeugung, dass eine allgemeine Homologie bestehe. Schon heute darf man, wie ich glaube, ferner erklären, dass der Mesoblast sämmtlicher dreiblättriger Metazoen ein homologes Gebilde darstellt. So ist uns die Morphologie mit gutem Beispiel vorangegangen, denn sie hat den Versuch nie aufgegeben, das Gesetzmässige der Erscheinung immer wieder zu untersuchen.

Vor wenigen Jahren konnte man ebenso die histogenetische Bedeutung der Keimblätter als eine durch die höheren Formen durchgreifende Erscheinung allgemein verkünden. Heute ist das auch nicht mehr gestattet, und zwar wiederum wegen des Mesoblasten.[1] Sollte denn aber nunmehr jeder Versuch aufzugeben sein, dennoch eine bestimmte Regel zu entdecken, von deren Herrschaft fast alle überzeugt sind? Ich meine, es sei verfrüht, schon jetzt die Flinte in's Korn zu werfen. Was mit solch' überraschender Gesetzmässigkeit beginnt, kann sich nicht in völlige Unordnung auflösen. Mag die Regel, die wir hoffen dürfen, noch einst aufzudecken, auch anders lauten, als die frühere, an die wir geglaubt: sie wird, dessen bin ich sicher, manche Spuren der alten Lehre an sich tragen.

Basel, am 20. Mai 1884.

[1] Schon aus diesem Grunde dürfte es vielleicht für den weiteren Fortschritt nicht ohne Gewinn sein, eine Trennung des bisherigen Mesoderm in zwei differente Glieder durchzuführen.

Fig. 1.

B

s

p

rh

Fig. 5.

s

pr

rh

Fig. 7.

pr

s

Fig. 3. mh

vh

o

Al

Fig. 8.

ax

ms

Fig. 11.

o

h

sb

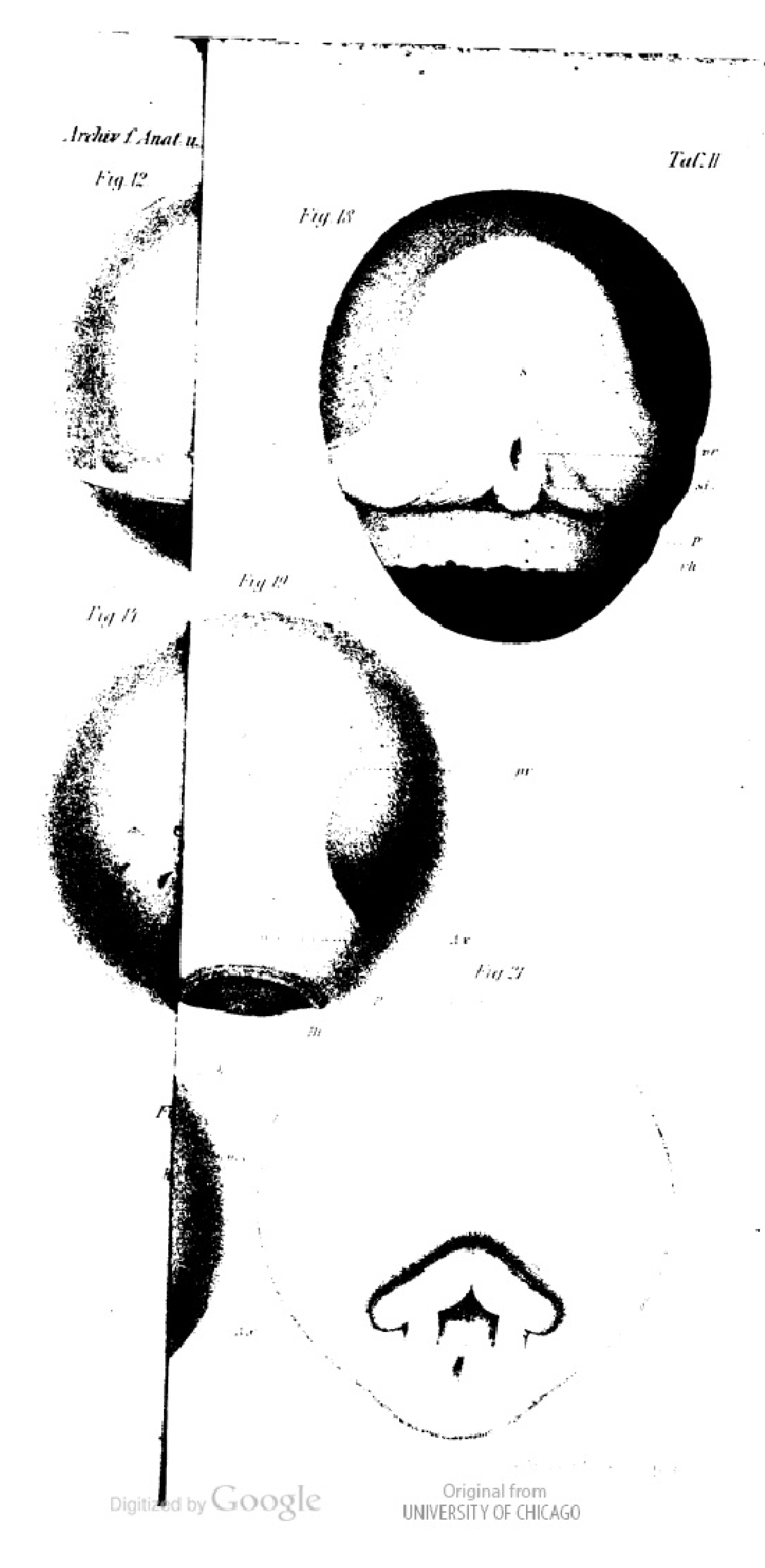
ax

ms

si

rh

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig


Archiv f. Anat. u.
Taf. II
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 19
Fig. 21

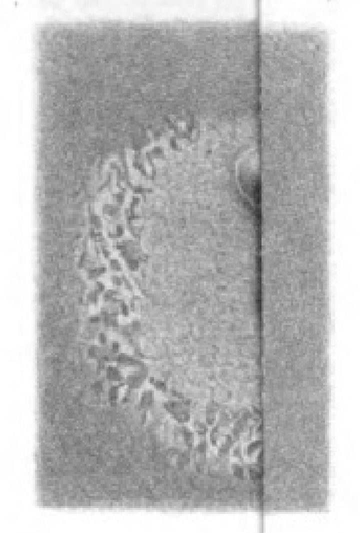


Fig. 6.

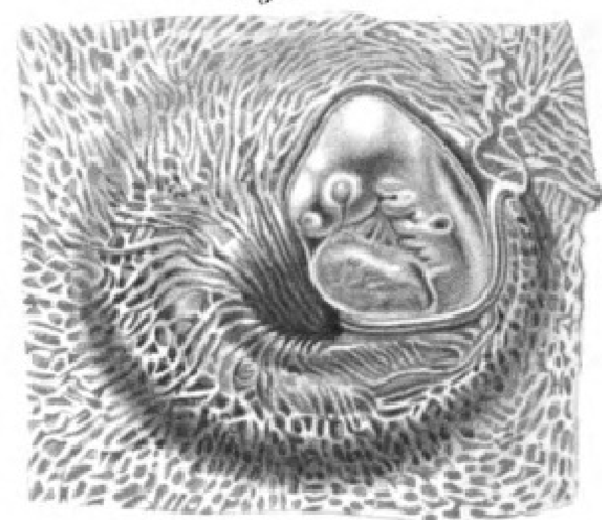


Fig. 7



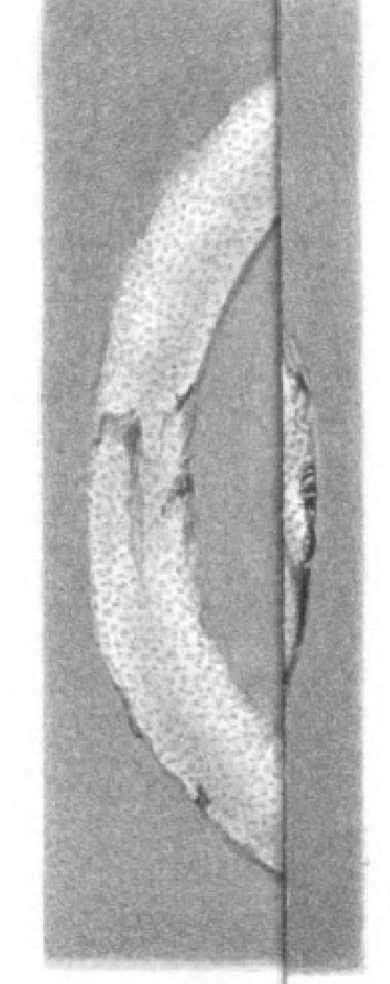
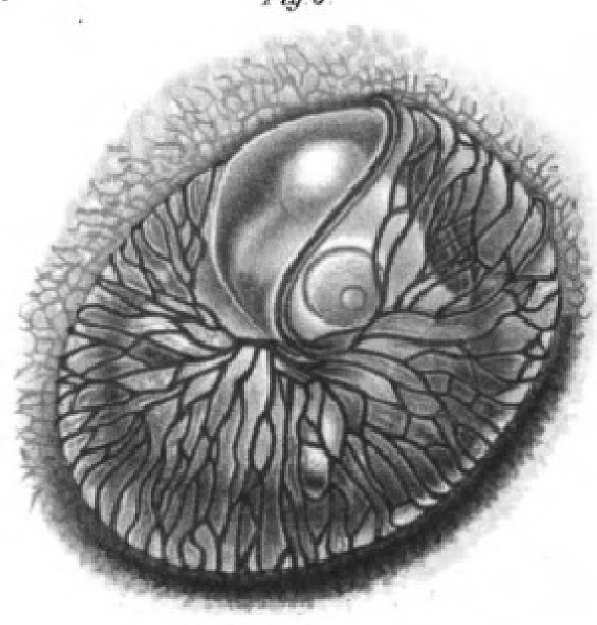
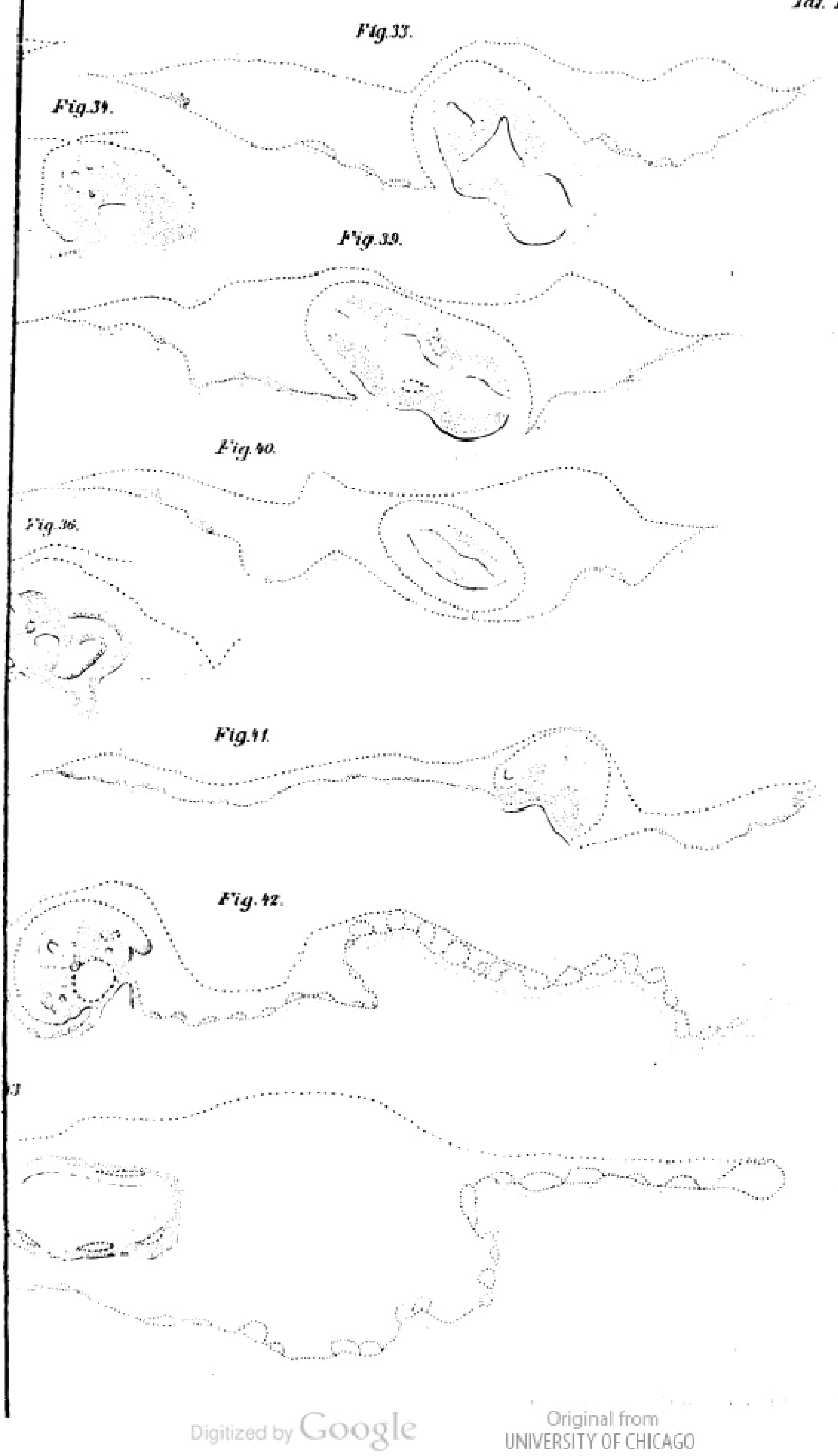


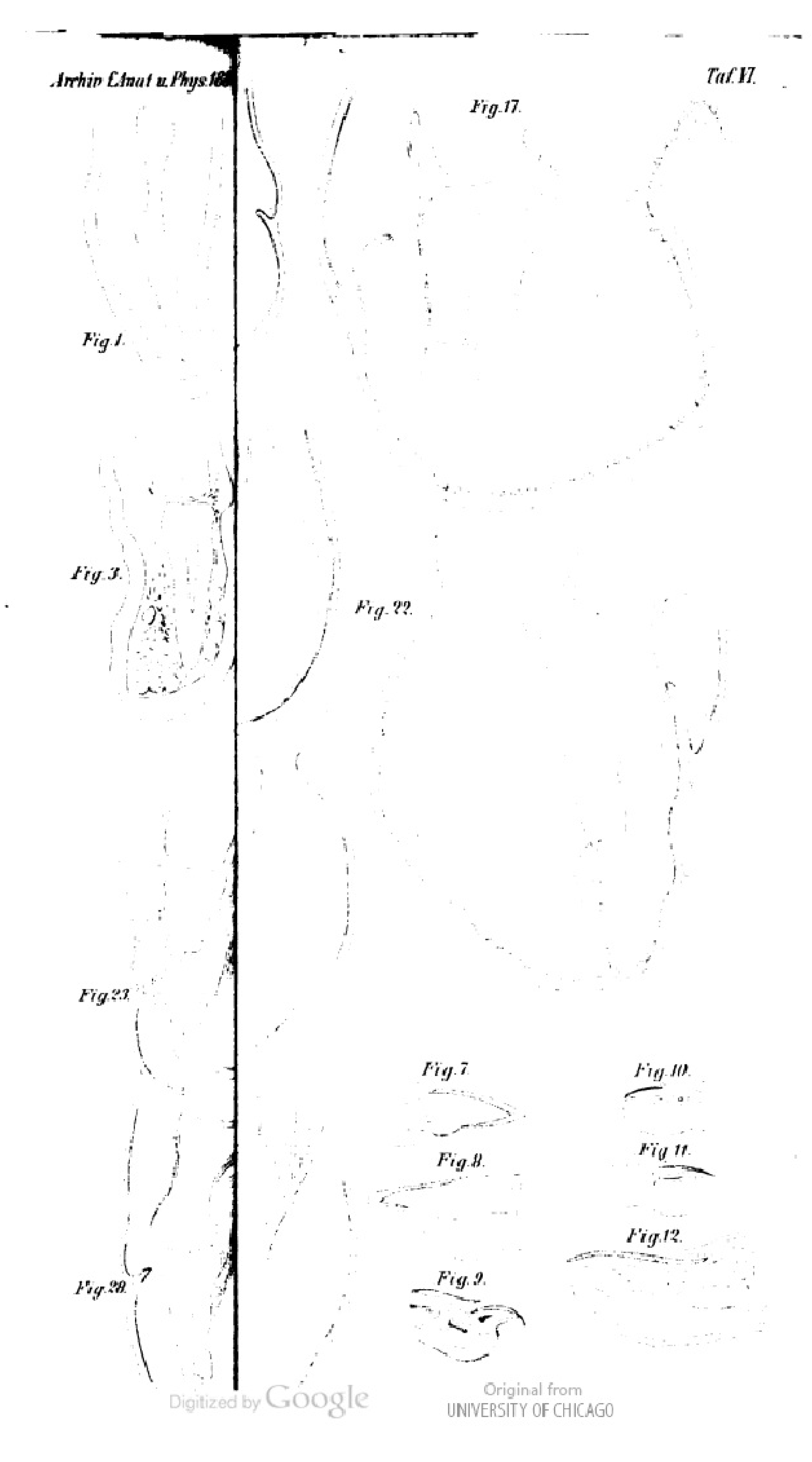
Fig. 8.

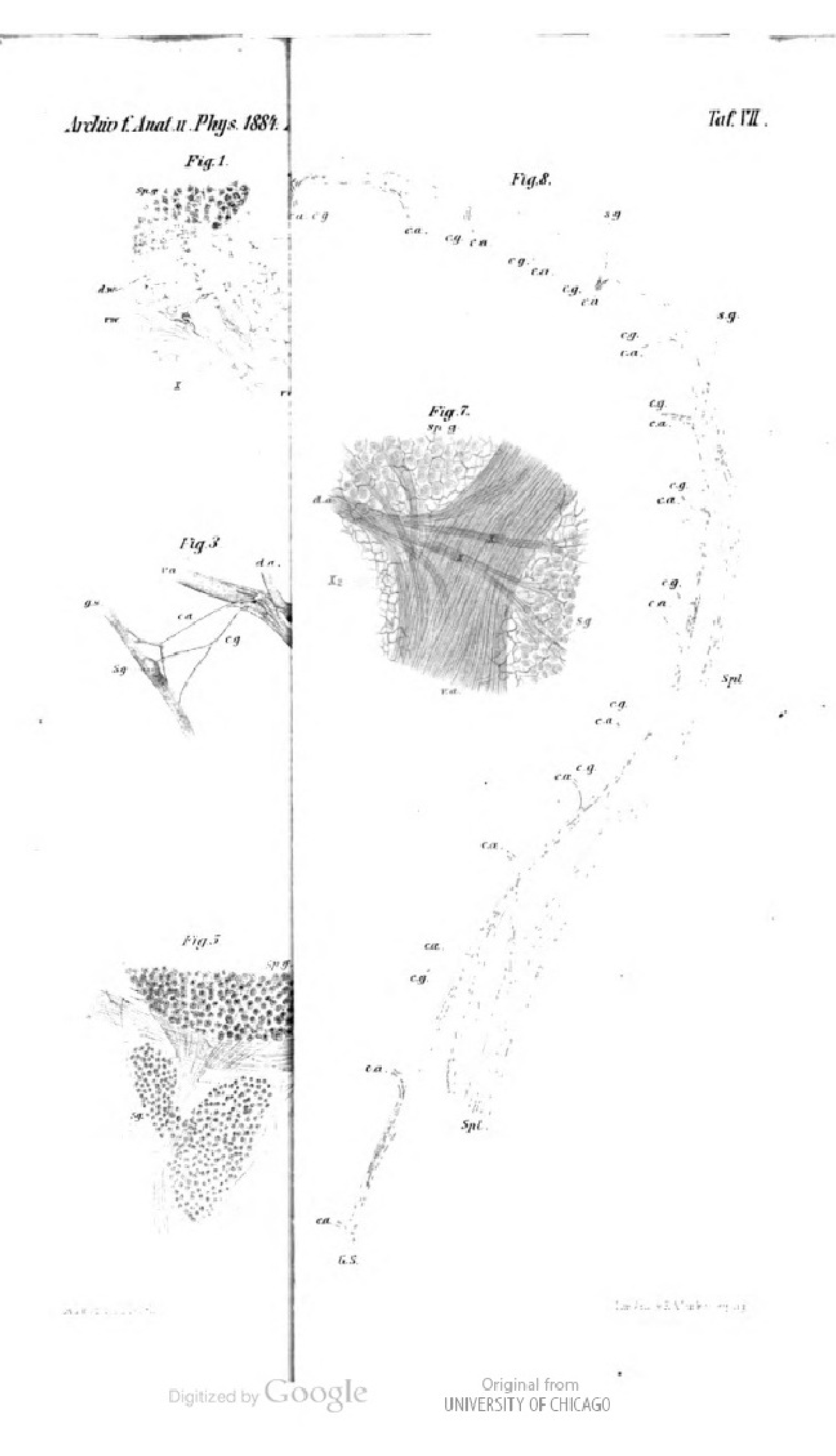


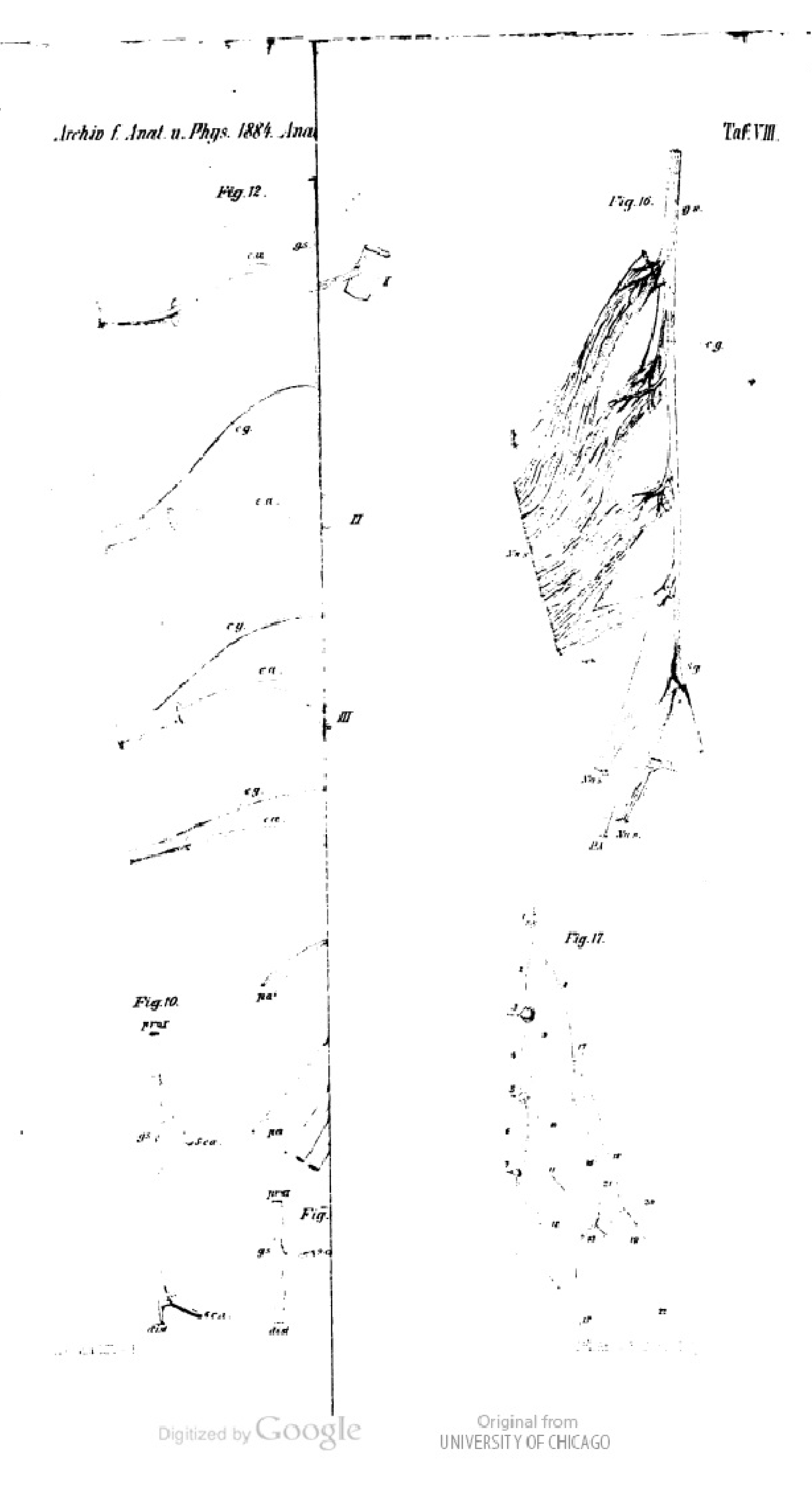
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

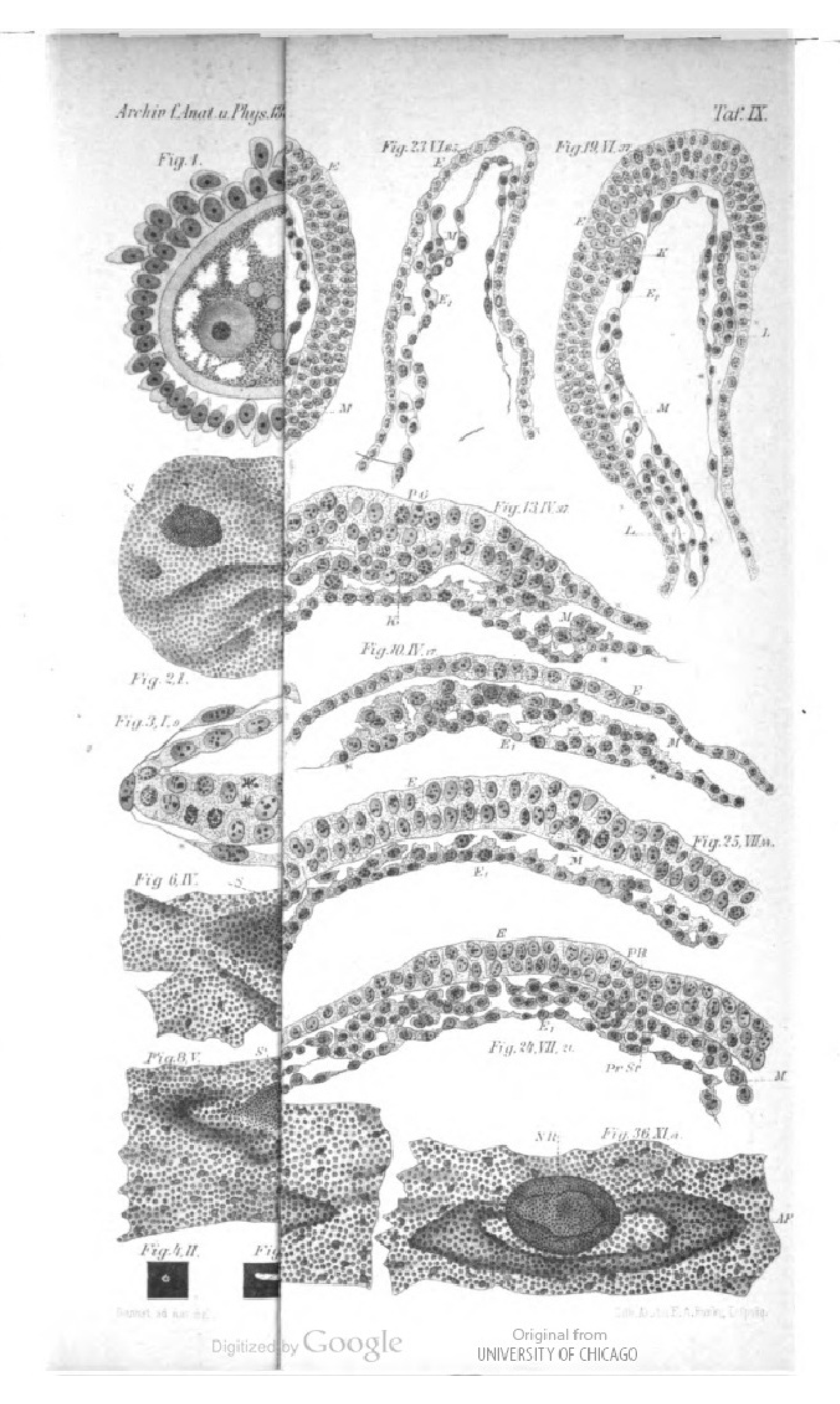

Fig. 33.
Fig. 34.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 36.
Fig. 41.
Fig. 42.

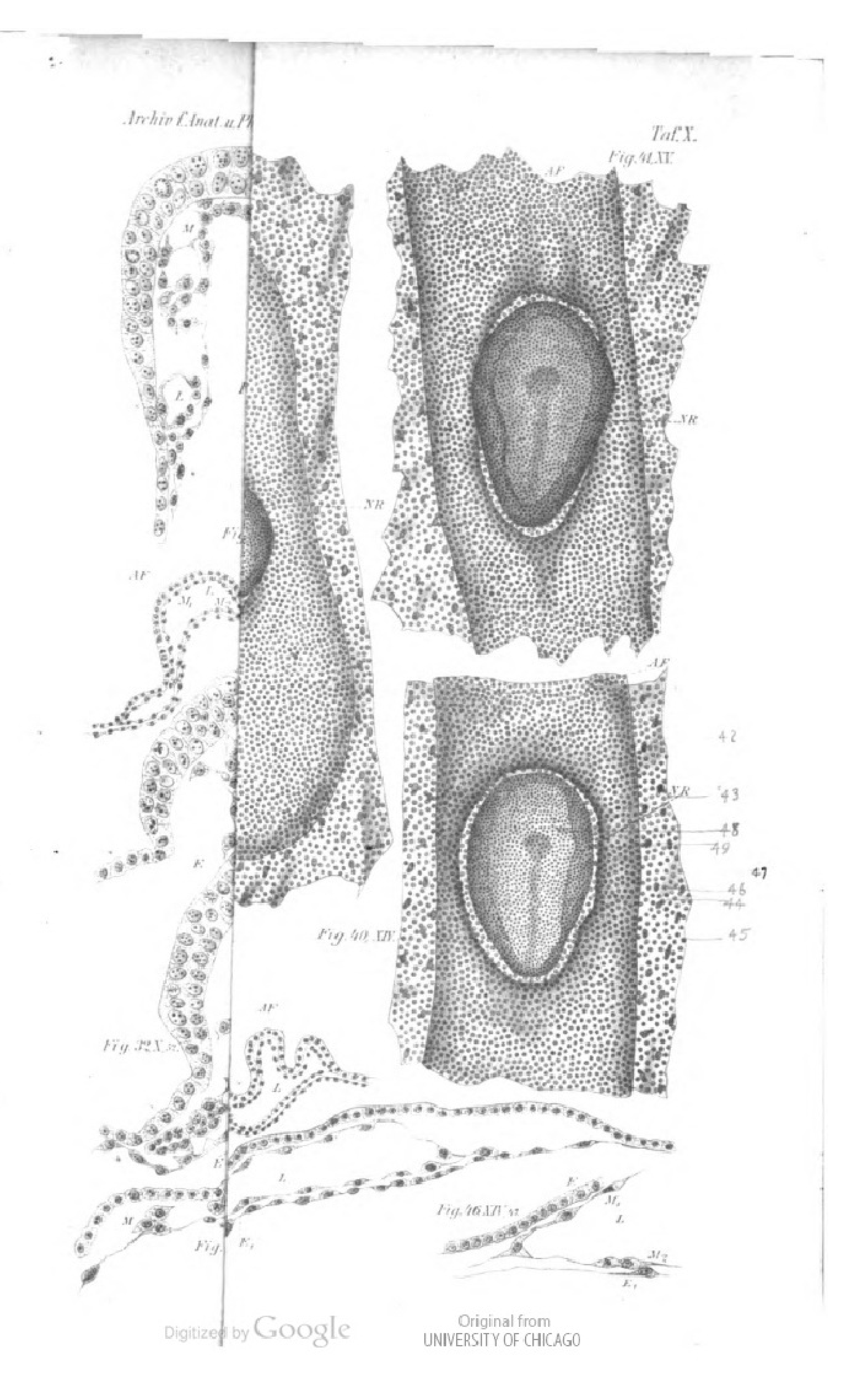


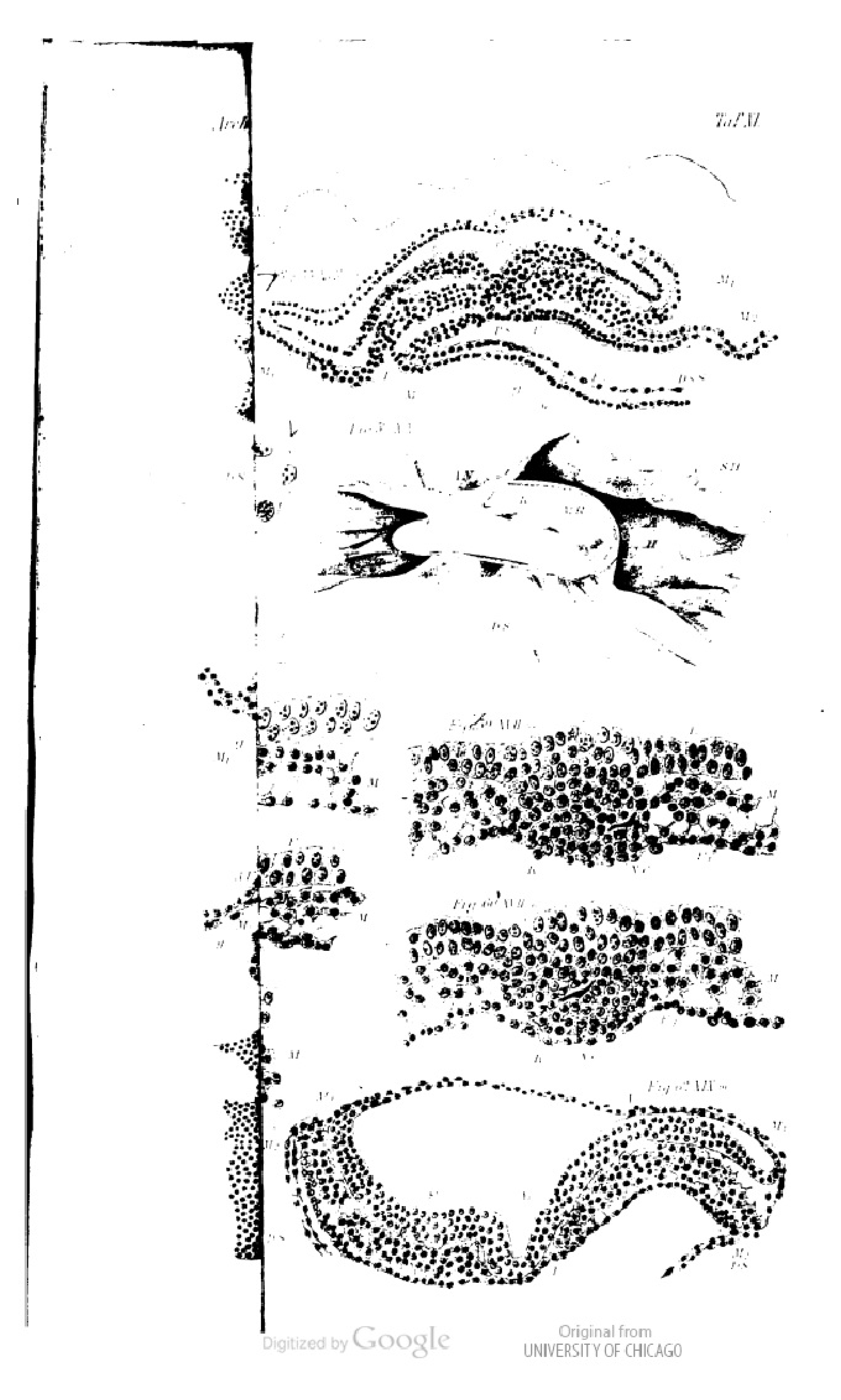

Fig. 1.
Fig. 3.
Fig. 17.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 28.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.

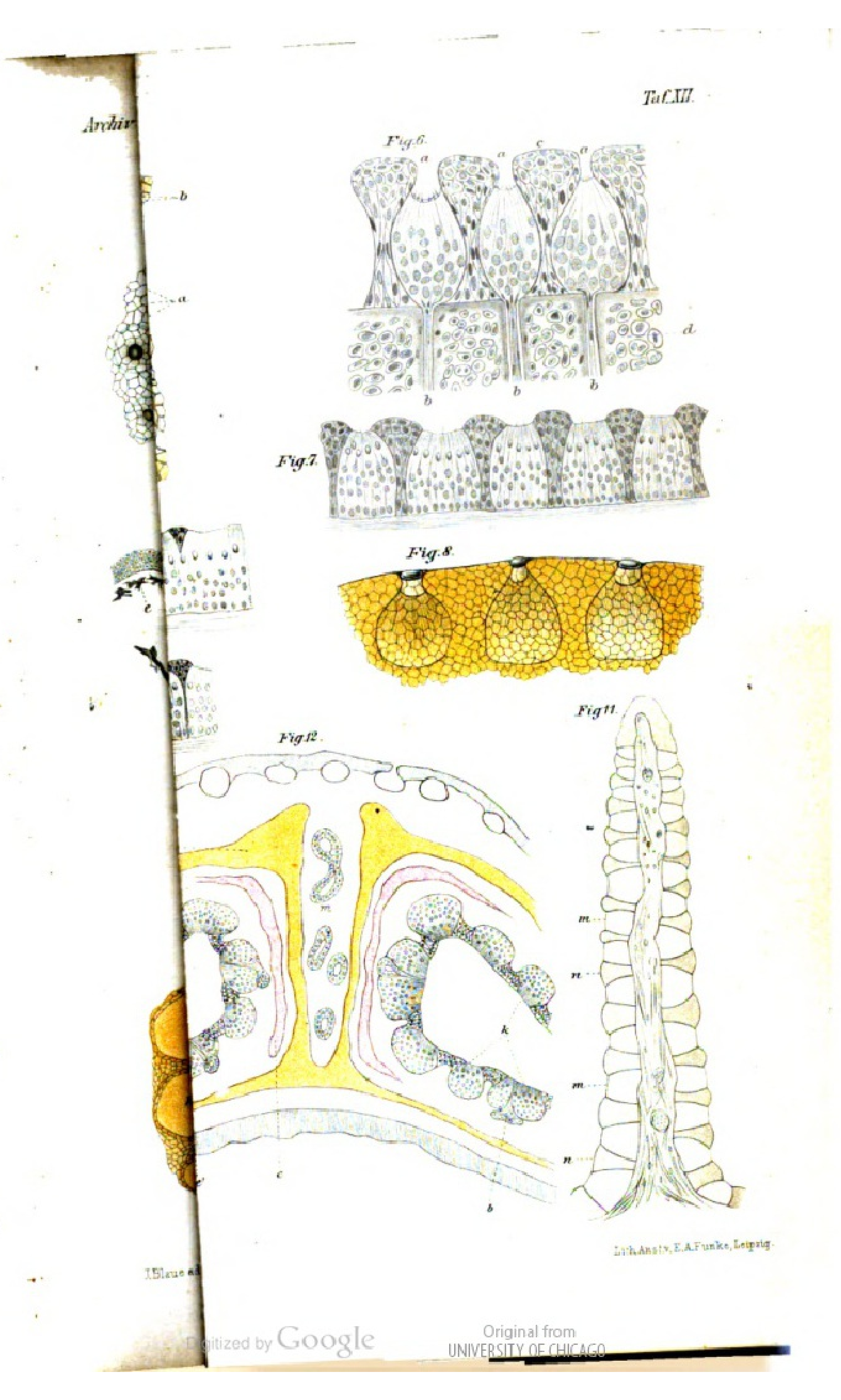

Archiv f. Anat. u. Phys. 1884.
Taf. VII.
Fig. 1.
Fig. 3.
Fig. 5.
Fig. 7.
Fig. 8.
c.a.
c.g.
s.g.
Spl.
G.S.

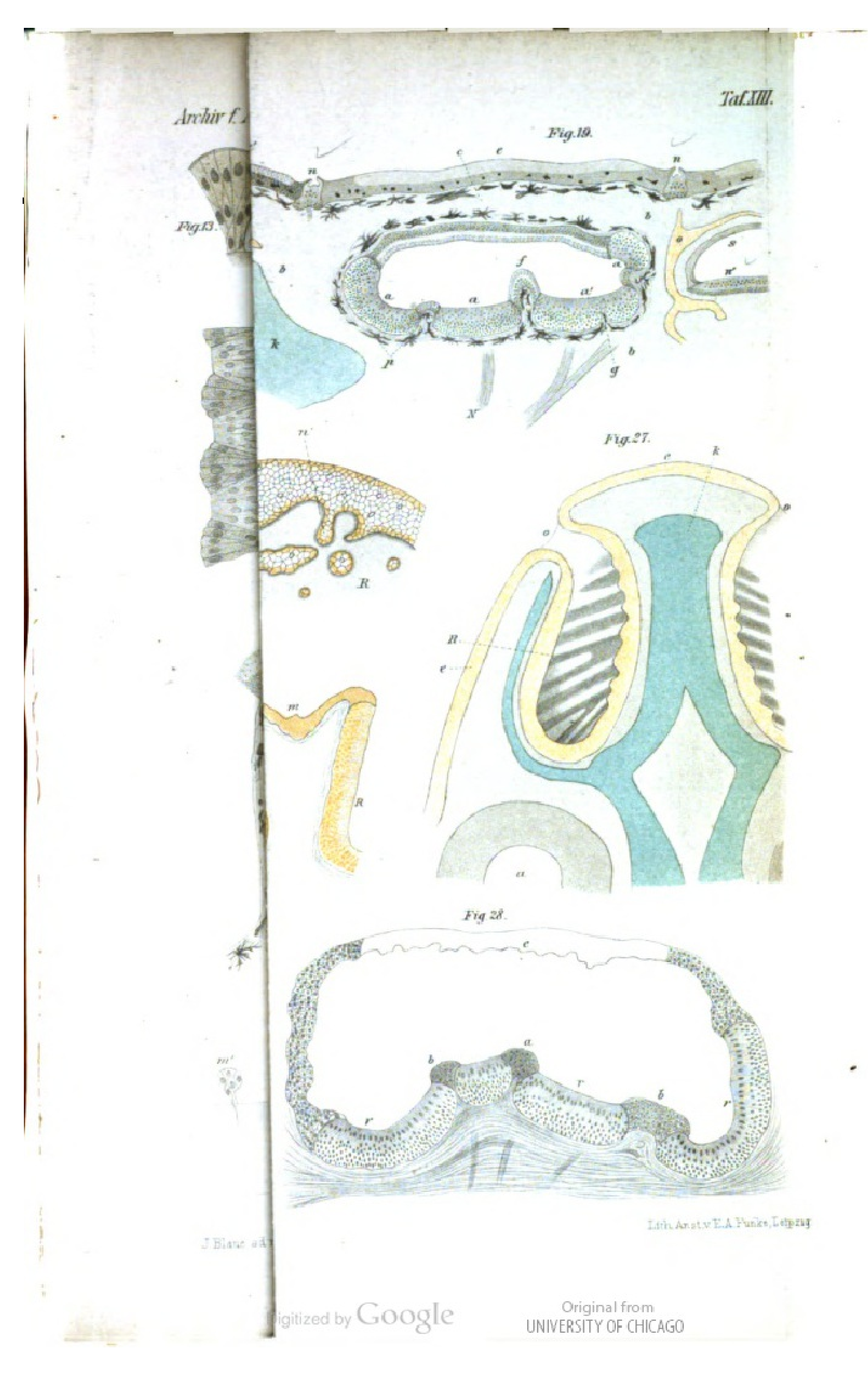

Archiv f. Anat. u. Phys. 1884. Ana
Taf. VIII.
Fig. 12.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 10.
Fig.
I
II
III
c.g.
c.a.
g.s.
pra
pa
dsa

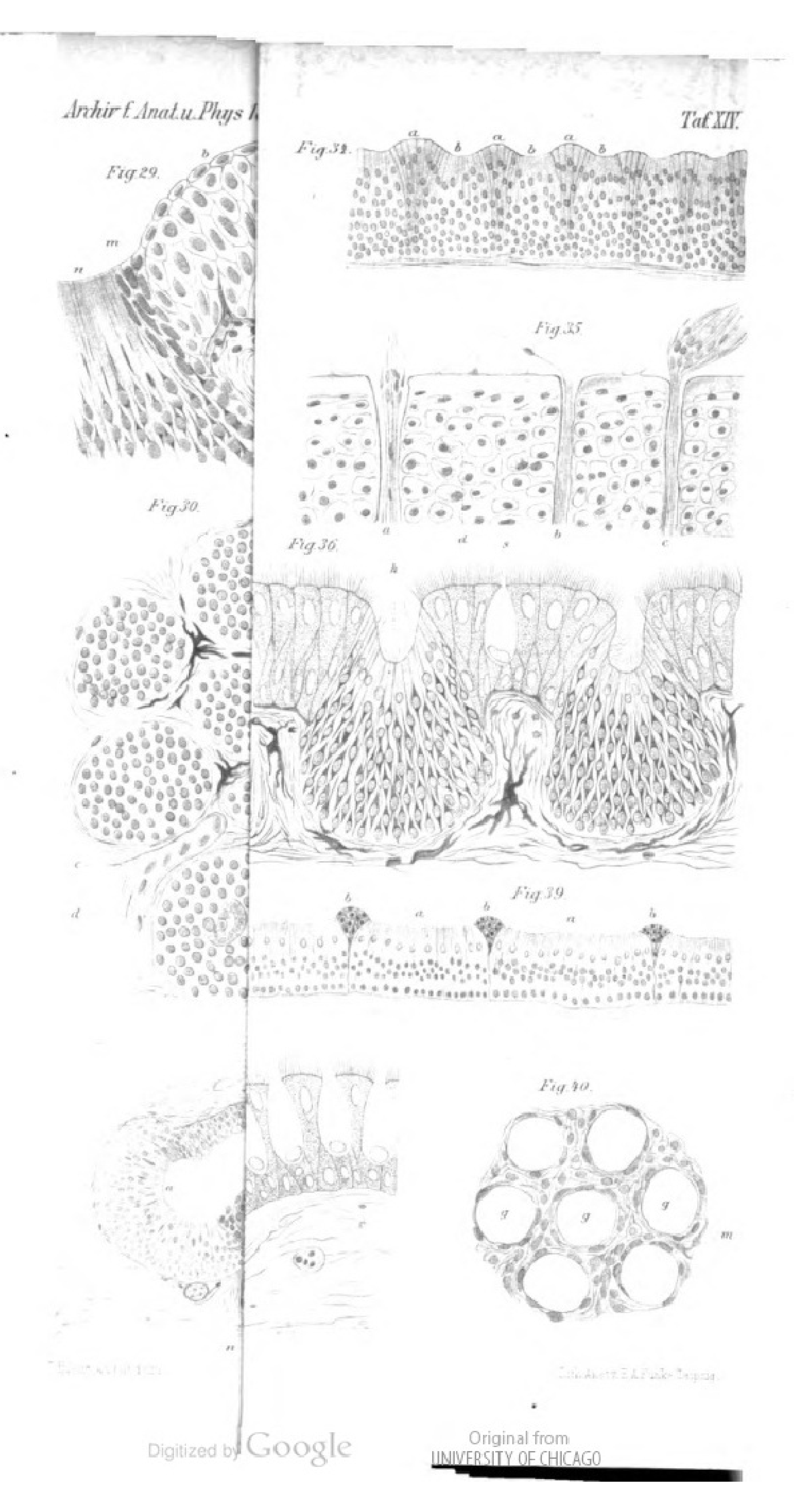

Archiv f. Anat. u. Phys. 18
Taf. IX.
Fig. 1.
Fig. 23 VI
Fig. 19 VI
Fig. 13 IV
Fig. 10 IV
Fig. 2 I.
Fig. 3 I
Fig. 25 VIII
Fig 6 IV.
Fig. 24 VII
Fig. 8 V.
Fig. 36 XI
Fig. 4 II.

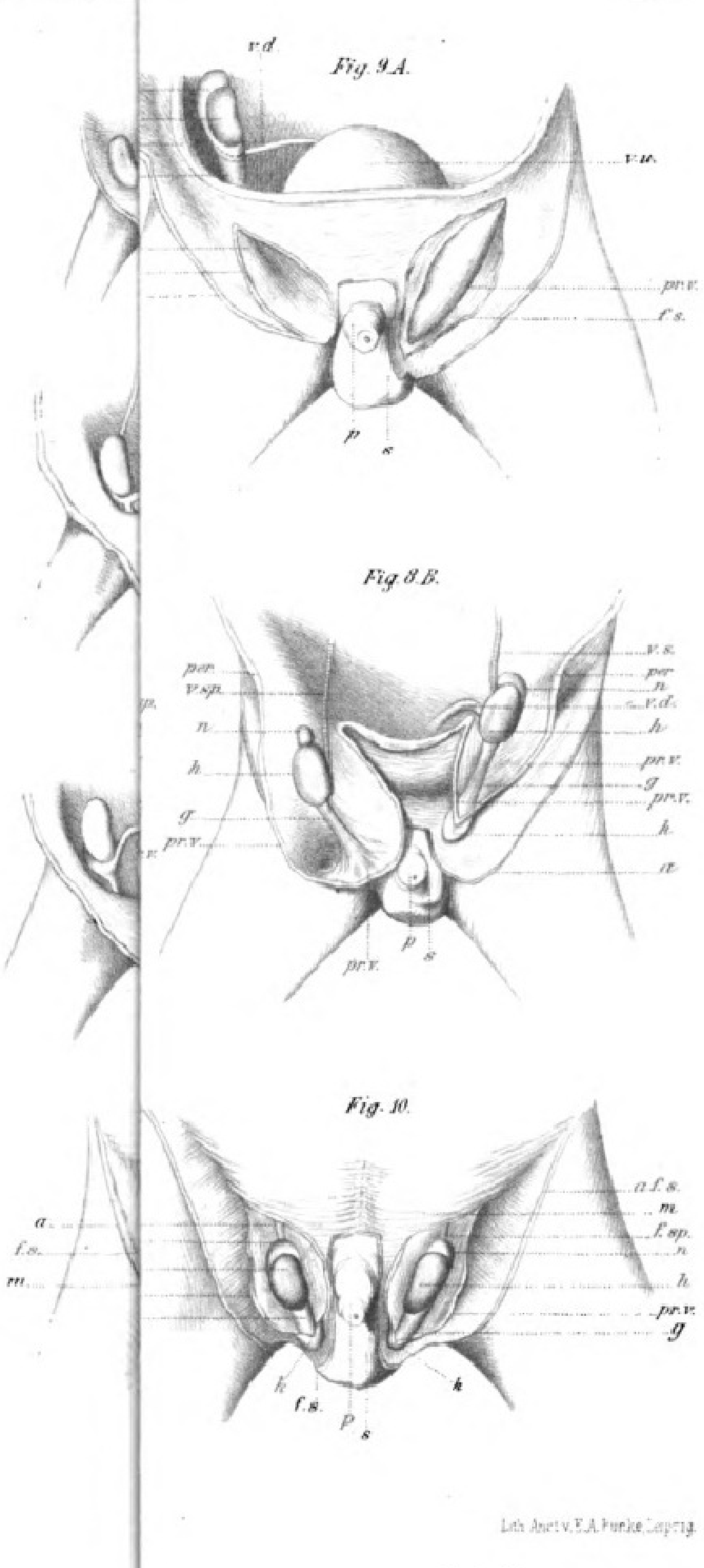

Archiv f. Anat. u. Ph.
Taf. X.
Fig. 41 XV.
AF
NR
Fig. 40 XIV.
Fig. 32 X
Fig. 46 XIV
42
43
48
49
47
46
44
45



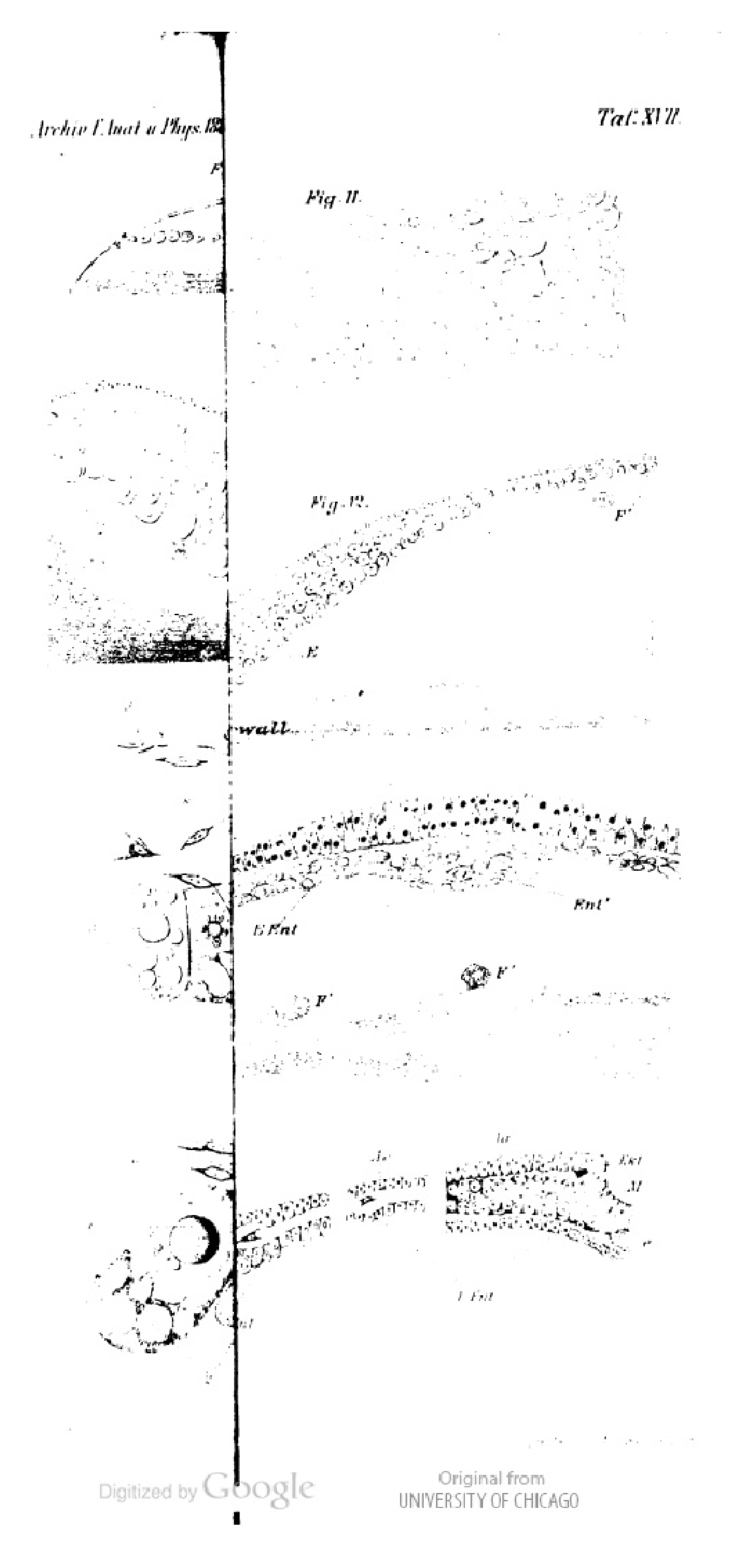

Archiv
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 11.
Fig. 12.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.
J. Blaue


Archiv f.
Taf. XIII.
Fig. 19.
Fig. 13.
Fig. 27.
Fig. 28.
J. Blanc
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 34.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 39.
Fig. 40.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.


Fig. 11.
Fig. 12.
F'
E
wall
Ent'
E Ent
F'
F'
I Ent

Ekt

KB

A

Ent

Ekt

Ent

M

Fig. 21

M

Ekt

m

Ent

F'

Ekt

Fig. 22.

M

e

Ent

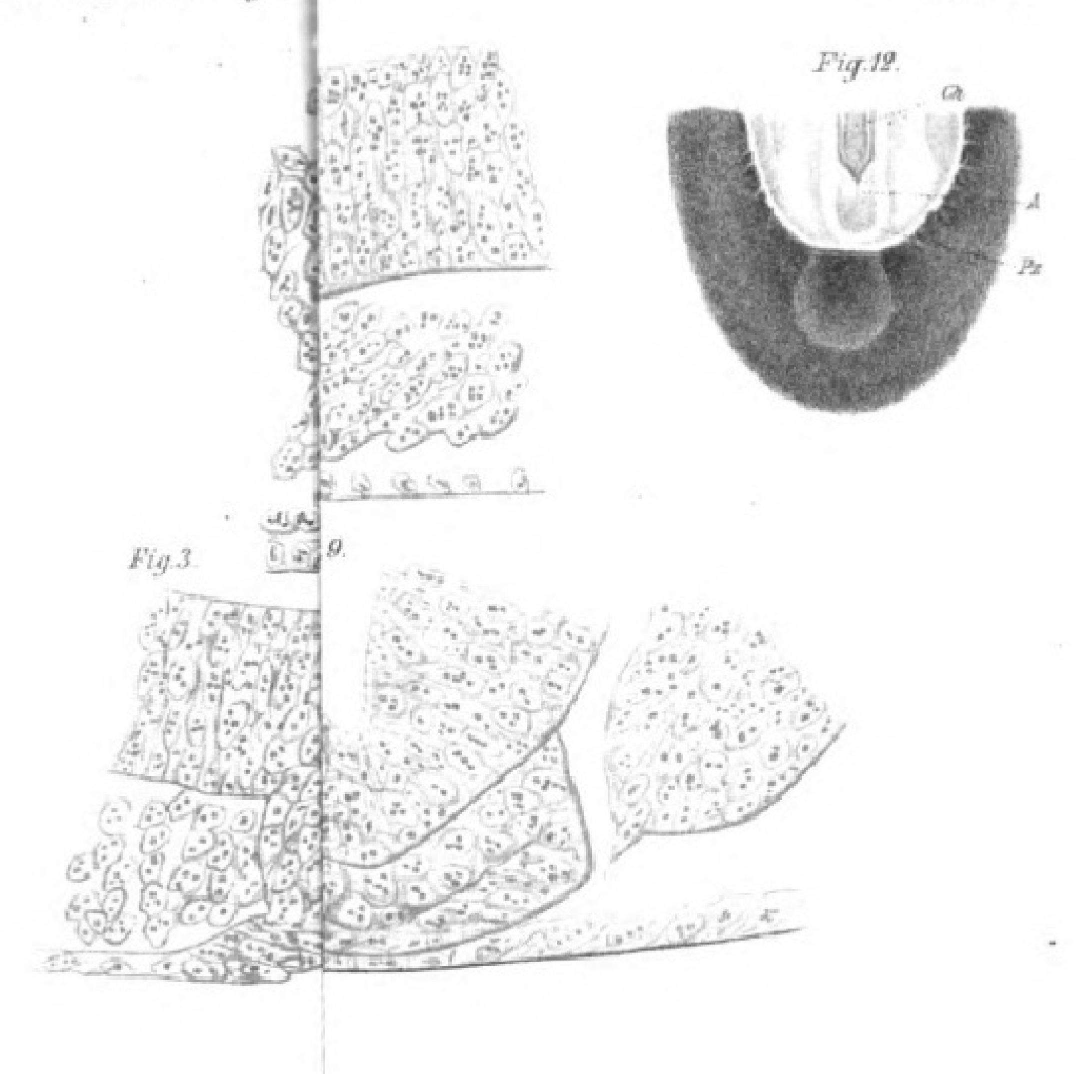
Fig. 23.

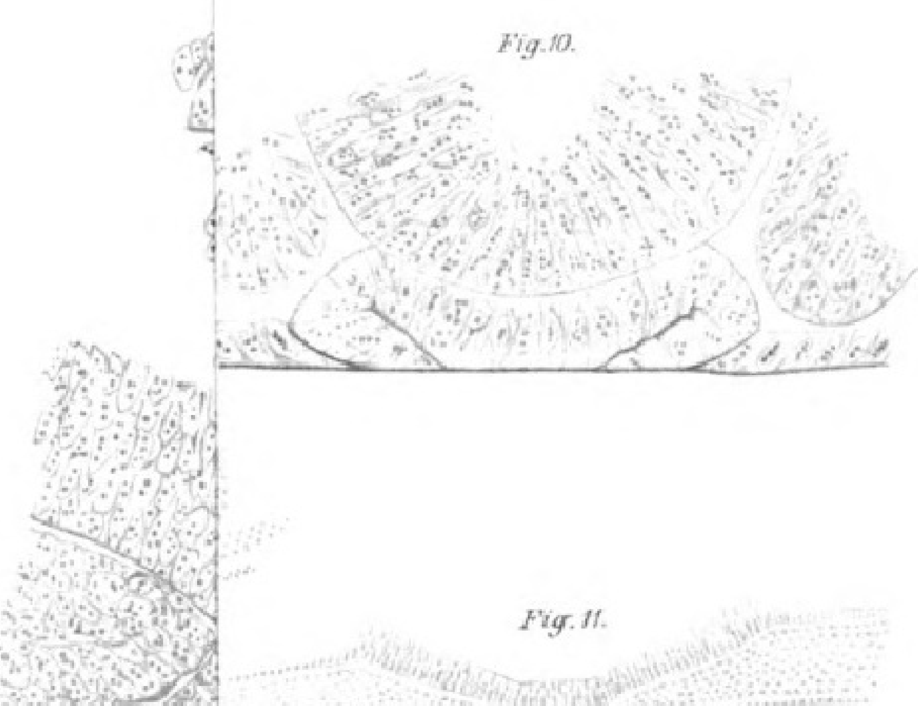
Ekt.

Ent.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 12.





Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.




UNIVERSITY OF CHICAGO
72 902 015